

Beiträge zur Biologie der
Gorgonenhäupter *Astrophyton muricatum* (LAMARCK)
und *Astroboa nuda* (LYMAN)
(Ophiuroidea, Gorgonocephalidae)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Hans-Walter Fricke

aus Schönebeck (Elbe)

1968

Druck:
ERNST-REUTER-GESELLSCHAFT
der Förderer und Freunde der Freien Universität Berlin e. V.
DISSERTATIONS-DRUCKSTELLE
1 Berlin 33, Garystr. 45

Beiträge zur Biologie der
Gorgonenhäupter *Astrophyton muricatum* (LAMARCK)
und *Astroboa nuda* (LYMAN)
(Ophiuroidea, Gorgonocephalidae)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Hans-Walter Fricke

aus Schönebeck (Elbe)

1968



1. Gutachter: Prof. Dr. K. Günther

2. Gutachter: Prof. Dr. G. Kümmel

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Mai 1968

Tag der Promotion:

14. OKT. 1968

Beiträge zur Biologie der Gorgonenhäupter

Astrophyton muricatum (LAMARCK) und Astroboa nuda (LYMAN)

(Ophiuroidea, Gorgonocephalidae)

aus dem Cape Haze Marine Laboratory in Sarasota (Florida)
und dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abt.
Lorenz, in Seewiesen (Obb.)

I n h a l t

	Seite
A. Einleitung und Problemstellung	1
B. Untersuchungsmethoden	5
C. Entwicklungswege und Systematik der Gorgonenhäupter .	7
D. Ergebnisse	
I. Verbreitung und Biotop	12
II. Populationsuntersuchungen	
1. Phänologie der Populationen	14
2. Größenverteilung	16
3. Verbreitung, Dichte und Regulierung der Populationen	17
4. Färbung	21
III. Einfluß von Umweltsreizen auf das Verhalten	
a) im natürlichen Biotop	
1. Einfluß von Licht und Strömung auf die Akti- vitätszeiten und das Standortverhalten	23
b) unter Laboratoriumsbedingungen	
2. Auslösung von Aktivität	30
3. Auslösung des Fangverhaltens des filtrie- renden Armes	31
4. Erörterung	32

IV. Corygonenhäupter als selbständige ökologische Einheit

1. Interspezifische Beziehungen	35
1.1 Parasitismus	35
1.2 Kommensalismus	36
1.3 Parökie	39
1.4 Phoresie	40
2. Intraspezifische Beziehungen	42
2.1 Parasitismus junger Tiere an erwachsenen	42
2.2 Autophagie	48

V. Nahrungsfangverhalten

1. Nahrung	51
2. Nahrungserwerb	52
2.1 passives Strömungsfiltrieren	52
2.2 Substratweiden	56
2.3 Abfiltrieren der Wasseroberfläche	56
3. Hilfseinrichtungen zum Nahrungsfang	58
3.1 Verbreitung von Haken auf den Armen	59
3.1.1 auf den Lokomotionsarmen	59
3.1.2 auf den Fangarmen	60
3.2 Aufbau und Arbeitsweise der Fanghaken	62
3.3 Bemerkungen zu entwicklungsgeschichtlichen Fragen	66
4. Nahrungstransport	70
5. Erörterung	71

VI. Zur Morphologie des Fortpflanzungsapparates

1. Histologie der Genitalsäcke	73
2. Entwicklung der Genitalsäcke	77
2.1 Hoden	77
2.2 Ovar	78
3. Ausführung der Geschlechtsprodukte	83
4. Bemerkungen zur Bedeutung der Bursa	84

VII. Das Problem der modifikatorischen Geschlechtsbestimmung

E. Zusammenfassung	98
F. Anhang	101
G. Literaturverzeichnis	102

A. Einleitung und Problemstellung

Gorgonenhäupter sind die größten recenten Ophiuroideen. Sie haben eine pentagonale Körperscheibe, von der lange, immer verzweigte Arme ausgehen (Abb. 1). Dieses Habitusbild ist charakteristisch für alle Gorgonocephaliden und unterscheidet sie äußerlich auf den ersten Blick von den typischen Ophiuren.

Bisher wurden Gorgonenhäupter hauptsächlich als Tiefwassertiere beschrieben und sind daher - trotz kosmopolitischer Verbreitung - nur fragmentarisch bekannt. Wir haben lediglich detailliertere Kenntnisse von der Anatomie einzelner Organe: LYMAN (1880-81) und FEDOTOV (1915, 1926). Die äußere Morphologie der Arme und Körperscheibe in Verbindung mit taxonomischen Fragen bearbeiteten LYMAN (1878), DÖDERLEIN (1911, 1912, 1927) und MORTENSEN (1933 b). Durch FEDOTOV (1924) wurde der postlarvale Lebenscyclus für Gorgonocephalus teilweise aufgedeckt. Die Embryonal- und Larvalentwicklung der Gorgonenhäupter sind unbekannt. FEDOTOV (1931) schreibt weiterhin über einen merkwürdigen innerartlichen Parasitismus und berichtet außerdem über den an Gorgonocephalus parasitierenden Myzostomiden Protomyzostomum (1916), den auch MORTENSEN (1927) gefunden hat.

Die modernen Möglichkeiten des apparativ ausgerüsteten Schwimmtauchens sind neuerdings, wie auf allen Gebieten der biologischen Meeresforschung, auch für Freilandbeobachtungen an Gorgonenhäuptern angewandt worden: DAVIS (1966), FRICKE (1966 b, c) und TSURNAMAL u. MARDER (1966). Sie erbrachten erstmals kurze Berichte über die nächtliche Lebensweise und den Nahrungserwerb dieser Tiere.

Weniger informative Darstellung der Gorgonenhäupter sind darüber hinaus in einigen teilweise populären Zeitschriften erschienen: HESS u. CLARK (1938), RAY (1959), ATZ (1960), COUSTEAU (1964), SCHROEDER u. STARCK (1964) und FRICKE (1966 a).

Die vorliegende Arbeit soll einen ersten Einblick in einige Probleme der Ökologie und des Freilandverhaltens der Gorgonenhäupter geben; denn bisher sind die Kenntnisse vom lebenden Tier dieser Euryalen-Gruppe sehr lückenhaft.

In den Monaten August und September 1964 und 1965 wurde ich bei nächtlichen Tauchunternehmungen im Korallenriff bei Disched El Dabba an der ägyptischen Küste des Roten Meeres auf das Gorgonenhaupt *Astrobos nuda* (LYMAN) aufmerksam. Von März bis September (1966) beobachtete ich das westatlantische Gorgonenhaupt *Astrophyton muricatum* (LAMARCK) in den Korallenriffen Südfloridas und im Golf von Mexiko. Am Cape Haze Marine Laboratory in Florida und im Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen (Oberbayern) hielt ich *Astrophyton* im Aquarium und führte Laboratoriumsuntersuchungen aus. Hier versuchte ich, die im Korallenriff erzielten Resultate nach Möglichkeit zu reproduzieren und zu vervollständigen. Das Vorkommen von Gorgonenhäuptern im flachen Wasser der Gezeitenzone - gegensätzlich zur bisherigen Lehrbuchmeinung - ermöglichte mir intensivere Freilandstudien. Im Korallenriff interessierten mich vor allem folgende Fragen:

Bis damals fehlten alle Nachrichten über Lebensweise und Verhalten der Gorgonenhäupter; die wenigen Informationen erhielt man aus Aquarienbeobachtungen. Ich versuchte daher das Verhaltensinventar kennenzulernen, wobei besonders die auffällige Form des Nahrungsfanges durch passives Strömungsfiltrieren einer näheren Untersuchung lohnte. FEDOTOV (1924) hat Gorgonenhäupter zuerst als Netzfänger bezeichnet, obwohl er sie nie lebend beobachtet hat. Erst SCHROEDER u. STARCK (1964) konnten den photographischen Nachweis durch Freilandbeobachtungen erbringen. Es mußte hier festgestellt werden:

1. Wie werden die Arme zum Nahrungsfang aufgestellt, und welches sind die auslösenden Reize?
2. Liegen die Tiere während des Nahrungsfanges nach Ophiurenart auf dem Rücken?
3. Welche Verhaltensunterschiede ergeben sich zu den typischen Ophiuren?

Die Standorte der Tiere haben ein ganz bestimmtes Strömungsklima: Wie paßten sich die Tiere im Verhalten und auch morphologisch diesen besonderen Verhältnissen an?

Nur durch die Aquariumbeobachtung war die Frage des Nahrungstransportes zum Mund zugänglich. Es mußte mikroskopisch untersucht werden, ob die auf den Armen vorkommenden Haken beim Nahrungstransport benutzt werden. Eine funktionelle Deutung der verschiedenartig ausgebildeten Armhaken fehlten bisher.

Als nächstes untersuchte ich Standortverhalten und Aktivitätszeiten. HESS u. CLARK (1938) haben nächtliche Aktivität von Gorgonenhäuptern gesehen, die durch die ersten Freilandbeobachtungen bestätigt werden konnten. Um den Einfluß des Wechsels der periodischen Umweltseinflüsse (Licht und Wasserströmung) zu prüfen, habe ich einzelne Tiere markiert und im Korallenriff über mehrere Wochen hinweg Tag und Nacht in Abständen beobachtet. Außerdem sollte die Frage untersucht werden, ob sich unter Laboratoriumsbedingungen durch Veränderung der Photoperiode die "innere Uhr" verstellen läßt.

Bisher wurden keine Angaben über das phänologische Bild von Gorgonenhaupt-Populationen gemacht. Ich untersuchte die Verbreitung und den Umfang einiger Populationen, wobei mir die merkwürdige Verteilung der meist kleinen Gruppen auffiel, die keinesfalls überall im Korallenriff vorkommen. Es muß eine besondere Verbreitungsform, d.h. eine besondere Larve vorliegen. Um Aussagen über die bisher noch unbekannte Larve treffen zu können, untersuchte ich die Oocyten, da nach THORSON (1950) bei marinen benthonischen Wirbellosen eine Beziehung zwischen Eigröße und Lebensweise der Larve besteht. Die Untersuchung der Entwicklung der Geschlechtsprodukte wurde auch zur Deutung eines anderen Phänomens erforderlich. Auf der aboralen Körperscheibe mehrerer Astrophyton-Weibchen fand ich einzelne Jungtiere, die ihre Arme um die Körperscheiben der Weibchen herumschlangen. Ich mußte eine Geschlechtsbestimmung durchführen und feststellen, bei welcher Größe die Geschlechtsreife eintritt. Die Kenntnis

der Entwicklung und Morphologie der Fortpflanzungsorgane war hierfür unbedingt notwendig.

Im Korallenriff wurde ich auf eine Reihe ökologischer Beziehungen zu Individuen der eigenen oder fremden Art aufmerksam, die nicht oder nur teilweise beschrieben waren. Während der Aktivitätszeiten beobachtete ich Kardinalfische, die sich zwischen den Armfächern aufhielten. Besteht hier eine ähnliche Wechselwirkung wie zwischen der von MAGNUS aufgedeckten Partnerschaft zwischen Kardinalfischen und dem Seeigel Diadema? Der Beschreibung und Diskussion weiterer inter- und intraspezifischer Beziehungen widmete daher ich ein besonderes Kapitel.

Meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. K. G ü n t h e r , Herrn Prof. Dr. G. K ü m m e l und Herrn Prof. Dr. K. L o r e n z , danke ich für Hilfe und Unterstützung während der Untersuchungen. Durch ein großzügiges Forschungs-Stipendium der Ernst-Reuter-Gesellschaft der Freunde und Förderer der Freien Universität Berlin wurde meine Arbeit am Cape Haze Marine Laboratory in Sarasota (Florida) ermöglicht. Die Direktorin dieses Institutes, Mrs. Dr. Eugenie C l a r k , stellte mir dankenswerterweise einen Arbeitsplatz zur Verfügung. Ich habe meinen Freunden vom Unterwasserclub Berlin und besonders Herrn Hendrik E c k e r t zu danken, die mir 1965 bei den Taucharbeiten im Roten Meer zur Seite standen. Die Herren Dr. S. E a r l e (Cape Haze), Dr. J. T a y l o r , (Biological Laboratory St. Petersburg) und Prof. Dr. L. T h o m a s s (Institute for Marine Science Miami) unterstützten mich bei der oft schwierigen Beschaffung des Tiermaterials. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. W. W i c k l e r (Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen) für viele Anregungen und Diskussionen.

Die Max-Planck-Gesellschaft ermöglichte durch ein Stipendium meine Arbeit am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen.

B. Untersuchungsmethoden

Die Unterwasserbeobachtungen in den Korallenriffen im Roten Meer und in Florida führte ich vorwiegend nachts schwimmtauchend mit oder ohne Atemgerät durch, wobei selbstgebaute Unterwasserhandlampen verwendet wurden. Ergebnisse protokollierte ich unter Wasser auf Aluminiumtafeln. Unterwasseraufnahmen erfolgten mit einer Rolleiflex-Kamera auf den Farbfilm Ektachrome X unter Verwendung eines Blitzgerätes.

Im Roten Meer am Standort der Astroboa-Kolonie maß ich Strömungsgeschwindigkeiten des Wassers mit Hilfe einer Kaliumpermanganatlösung, die rechtwinklig zur Strömung aus einer Injektionsspritze ausgespritzt wurde. Dann maß ich die Zeit, die die Farblösung zum Durchströmen einer konstanten Meßstrecke (0,5 oder 1 m) benötigte. Die Messungen wurden zu verschiedenen Tageszeiten in konstanter Tiefe (0,5 m) 15-20 mal wiederholt. Es zeigte sich, daß sie trotz der Meßfehler ausreichend genau waren. Neben der Strömungsgeschwindigkeit bestimmte ich die Oberflächenwassertemperatur und die Tidenstände. Der jeweilige Wasserstand wurde mit einem selbstgebauten Pegel gemessen, der aus einer Meßplatte bestand, die an einem Pfeiler festgebunden war.

Um die Standorte einzelner Tiere zu markieren, wurden farbige Metallstäbchen dicht neben dem Standort in das Substrat gesteckt. Einzelne Tiere habe ich anfangs mit Leucoplaststreifen markiert, die jedoch von den Tieren entfernt wurden. Ich amputierte daraufhin einzelne Armseitenverzweigungen, um die Tiere erkennen zu können (Abb. 13).

Das Standortverhalten und die Aktivitätszeiten untersuchte ich in 145 protokollierten Nachttauchabstiegen. Unter Wasser gesammelte Tiere fixierte ich in 4 % Seewasserformel.

Am Cape Haze Marine Laboratory in Sarasota hielt ich Astrophyton bis zu 98 Tagen in zwei Becken von 240x125x40 cm und 85x50x25 cm

Ausmaßen. Künstliche Strömung ist für eine längere Lebenshaltung unbedingt notwendig. Tagsüber wurden die Becken zur Hälfte mit Pappe abgedeckt, da Gorgonenhäupter phototaktisch negativ sind und sich bei Dauerlicht sofort einrollen. Anfangs verfütterte ich nur Plankton. Später mußte ich die Tiere an vielerlei Ersatzfutter (kleingehacktes Fleisch, Muscheln, Artemien, Tubifex usw.) gewöhnen, da die Planktonversorgung nicht ausreichend war. Im Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen hielt ich *Astrophyton* im Filterbecken einer 8 m³ Wasser fassenden Aquariumanlage.

In folgenden Instituten befinden sich Belegexemplare von in der Arbeit erwähnten Tieren:

Astroboa nuda, Zoologisches Museum Berlin (Echinodermenkatalog Nr. 7271); *Astrophyton muricatum*, Senckenberg-Museum Frankfurt/M. (SMF 1389-97); unbestimmte Amphipoden, der Isopode *Dynamenella* und die Garnele *Periclimenes perryae*, Smithsonian Institute Washington; die Garnelen *Synalpheus* und *Periclimenes perryae*, Biological Laboratory St. Petersburg Beach; sessiles Jugendstadium eines comatuliden Crinoiden, I. Zoologisches Institut, Freie Universität Berlin. Das Tiermaterial wurde von den Doktoren Günther (*Astroboa*), Bowman (*Periclimenes*) und Klausewitz (Kardinalfisch *Apogon erdmanii*) bestimmt.

Für histologische Schnitte wurde das formolfixierte Material ausreichend gewässert und 2-3 Tage in 5%iger Trichloressigsäure unter mehrmaligem Wechsel entkalkt und in Paraffin eingebettet. Objekte für Gonadenuntersuchungen färbte ich mit Haematoxylin nach WEIGERT, Muskelpräparate mit Haemalaun und Erythrosin. Für Totalpräparate zur Sichtbarmachung der Armhäkchen kam das gewässerte fixierte Material in eine 5%ige K₂CO₃-Lösung und wurde anschließend in einer sehr verdünnten Alizarin-S-Lösung gefärbt.

C. Entwicklungswege und Systematik der Gorgonenhäupter

Die Einteilung der Ophiuroideen in die beiden Ordnungen der Ophiuræ (typische Schlangensterne) und der Euryalæ (darunter die Gorgonenhäupter) geht auf MÜLLER u. TROSCHEL (1840) zurück und wurde bis heute in den meisten Systemen beibehalten. Die Euryalæ unterscheiden sich in vielen abgeleiteten Merkmalen von den typischen Ophiuren, die FEDOTOV (1926) vergleichend gegenübergestellt hat.

Es treten bei den Euryalæ sukzessive Vergrößerungen von Körper- und Organteilen auf, die zu einer neuartigen, äußeren und inneren Organisation führen. Ich erwähnte besonders die starke Entfaltung des Darmes in interradiale und radiale Aussackungen und die Bursenvergrößerung. Die ektodermal eingestülpten Bursen, bei den typischen Ophiuren nur als kleine, separate Atem-Säckchen beidseitig der Armbasen gelegen, kommunizieren bei den meisten Euryalæ im Scheibenzentrum miteinander und verdrängen aboral das Coelom. Sie übernehmen die Funktion des Coeloms, so daß FEDOTOV von einer tertiären Leibeshöhle spricht. Für weitere morphologische Unterscheidungen verweise ich auf FEDOTOVs Arbeit.

Die Zunahme der Körperdimensionen hat Folgen für die Ernährung. Die typischen Ophiuren sind Mikrophagen und ernähren sich hauptsächlich durch Substratweiden. Für die Euryalæ mußte also mit fortschreitender Körpergrößenzunahme zur Deckung des Nahrungsbedarfes eine neue und veränderte, ergiebigere Art des Nahrungserwerbes zusammengehen.

Die hohe Beweglichkeit der Arme in vertikaler und horizontaler Richtung durch eine besondere Form der Armgelenkung ("streptospondyle Gelenke"), die den typischen Ophiuren fehlt, ermöglicht auf besonders wirksame Weise das Aufrichten der Arme für den Nahrungsfang durch Planktonfiltrieren. Diese Art des Nahrungserwerbes ist typisch für die Familie der Gorgonocephaliden unter den Euryalæ. Sie sind durch die dichotome und sympodiale Verzweigung der Arme gekennzeichnet, die eine notwendige Voraussetzung für die Leistungsfähigkeit

des Plankton-Filtrierens mit Hilfe dieser Arme ist. Für die anderen Familien der Euryalae mit nicht oder noch kaum verzweigten Armen ist die Art des Nahrungserwerbes nicht bekannt. Die Gorgonenhäupter stellen die aborale Armseite ihrer so vielfach verzweigten Arme der Wasserströmung entgegen. Diese Form des Nahrungserwerbes fehlt den Ophiurae und ist ein neues Merkmal.

Zur Familiencharakterisierung der Euryalae benutzt DÖDERLEIN (1912) die Anordnung verschiedenartiger Haken, die auf den Armen der Euryalae vorkommen. Er teilt die Euryalae in die Trichasteriden und Gorgonocephaliden ein und weist daraufhin, daß den Trichasteriden bestimmte Aboralhaken noch fehlen, die bei den Gorgonocephaliden beobachtet werden:

MORTENSEN (1933 b) findet in der Ausbildung der Gonaden, die nur bei den Trichasteriden mit schlauchförmigen Ausläufern in die Arme übergehen, ein weiteres Unterscheidungsmerkmal. KAESTNER (1963) folgt der Einteilung MORTENSENS und stellt in seinem System die Gorgonocephaliden der primitiven Familien der Asteronychidae, Astroschematidae und Trichasteridae gegenüber, die fast stets unverzweigte Arme haben; lediglich bei den Trichasteridae treten einige wenig verzweigte Formen auf.

DÖDERLEIN (1912) untersuchte die äußere Morphologie der Arme der Gorgonocephaliden und fand Unterscheidungsmerkmal einzelner Gattungen und Arten, mit denen er einen Stammbaum der Familie aufstellte. (Abb. 2). Er benutzte die Gliederzahl und Länge einzelner Armabschnitte, die Anzahl und Ausbildung der Armgabelungen sowie die Alternative, ob die erste Armgabelung in der Körperscheibe oder am Rande oder aber vom Scheibenrand weiter entfernt beginnt, als hinreichende Kriterien für die Rechtfertigung eines Stammbaumes. DÖDERLEIN schreibt:

"Die Veränderung dieser Merkmale geschieht nach bestimmten Gesetzen und beleuchtet das gegenseitige Verwandtschaftsverhältnis dieser Formen."

Nach diesem Stammbaum sind Astroboa, Astrophyton und Astrodactylus die höchstentwickelten Gattungen mit den meisten Armverzweigungen. Astroboa nuda hat, bei einem Körperscheibendurchmesser (im Folgenden immer mit Ksd abgekürzt) von 70 mm, 31-33 Verzweigungen der

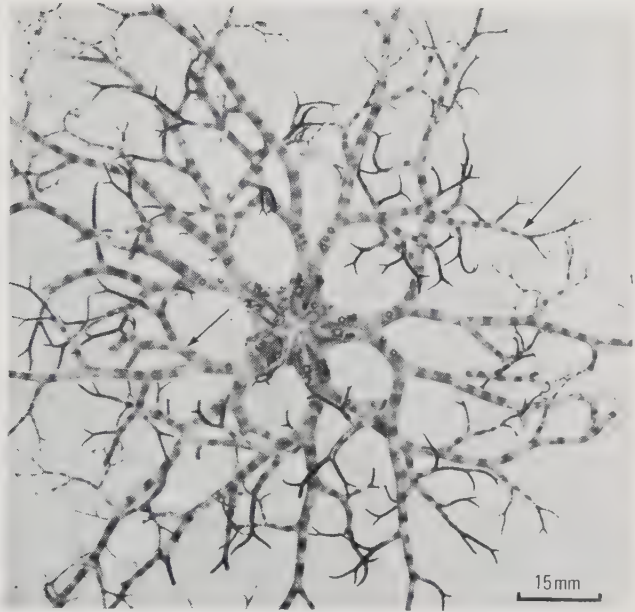


Abb. 1

Ein jungliches Exemplar von *Astrophyton*. Die erste Armverzweigung liegt noch vom Rand der Scheibe entfernt. Die Spezialisierung in Lokomotionsarme (Pfeil) und Fangarme ist zu sehen. Auf der Körperscheibe sitzt ein Jungtier

Armhauptstämme. *Astrophyton muricatum* wird dagegen durchschnittlich nur etwa 60 mm groß. Bei den genannten Gattungen fiel DÖDERLEIN das ungleiche Wachstum der Seitenzweige nach der ersten Armgabelung auf. Der innere Ast bleibt dünn, während der äußere auffallend kräftig wird. Nach meinen Beobachtungen liegt hier eine Spezialisierung der Arme in kurze und kräftige Lokomotionsarme, mit denen sich das Tier am Substrat festklammert, und in dünne Nahrungsfangarme vor. DÖDERLEIN sah auch die unterschiedliche Ausbildung der zahlreichen Armhäkchen, die er jedoch funktionell nicht deuten konnte. Ich unterscheide kräftige, lange Klammerhaken, die nur auf der Oralseite der Lokomotions- und Fangarme vorkommen und als Substratwiderlager bei der Lokomotion dienen, sowie die gürtelartig auf der Aboralseite der Fangarme liegenden kleinen Fanghaken, die für den Nahrungsfang gebraucht werden.

Nach den Überlegungen DÖDERLEINS würde ich *Astrophyton* zu den am meisten abgeleiteten Gattungen der Gorgonocephaliden rechnen. Bei *Astroboa* und *Astrodactylus* sind auf den Lokomotionsarmen (DÖDERLEINS "plumpe Zweigenden") noch Rest von Fanghaken vorhanden, die bei *Astrophyton* dort völlig fehlen. Die Reduktion der Fanghaken auf den Lokomotionsarmen ist hier also am weitesten fortgeschritten. Die distalen Armenden der Fangarme werden bei *Astrophyton* fadenförmig dünn und können beim Nahrungsfang peitschenartig bewegt werden. Diese Ausbildung der Armenden fehlt anderen Gattungen der Gorgonenhäupter. Außerdem tritt auch bei *Astrophyton*, im Gegensatz zu *Astroboa* und *Astrodactylus*, die funktionelle Zweiteilung der Arme sehr deutlich hervor. Die Lokomotionsarme sind stark verkürzt und besonders kräftig, während sie bei *Astroboa* bedeutend länger sind.

Die beiden untersuchten Arten zählen also innerhalb der Gorgonocephaliden zu den höchstspezialisierten Formen. Bei ihnen sind die Organisationseigentümlichkeiten der Euryalae am weitesten ausgebildet.

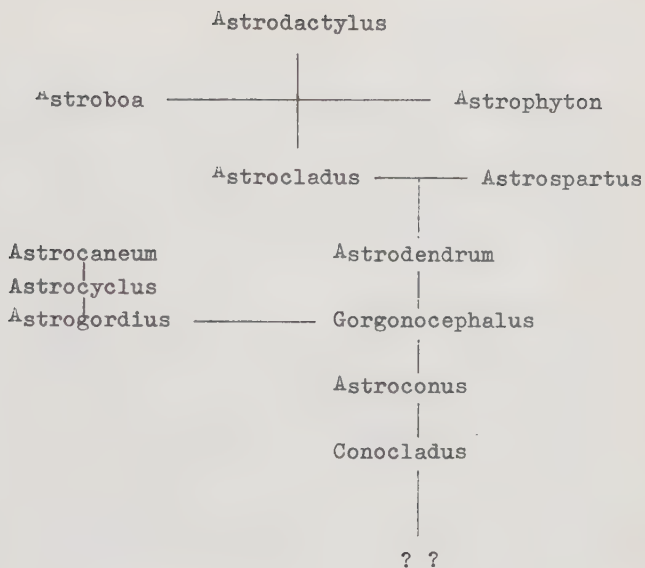


Abb.2

Die Einteilung der Gattungen der Gorgonocephalidae
nach DÖDERLEIN (1912)

D. Ergebnisse

I. Verbreitung und Biotop

Astroboa nuda ist im Indopazifischen Raum weit verbreitet. Nach DÖDERLEIN (1927) wurde *Astroboa nuda* in Japan, den Philippinen, in Indonesien, Zansibar und im Roten Meer bei Suez stets aus Tiefen zwischen 20-123 m gedredht. TSURNAMAL u. MARDER fanden *Astroboa* in den Korallenriffen um Eilat (Israel) im flachen Wasser. Ich beobachtete eine Kolonie von 17 Exemplaren bei Disched El Dabba südlich von Hurghada im Roten Meer in 0 - 1,5 m Tiefe, einzelne Exemplare in der Gassus-Beach, am Rande des Saumriffes zwischen Safaga und Kosseir, bis in 60 m Tiefe; in Disched El Dabba bis 35 m. In der Hafenanlage von Hurghada lebt *Astroboa* zwischen den Kaimauerverstrebungen inmitten von Alcyonarien; die Kolonie von Disched El Dabba besiedelt einen locker aufgeschichteten, stark beströmten Steinwall. Am Saumriff sitzt *Astroboa* an der Brandungsseite und verbirgt sich bei sehr starkem Wellengang in Spalten der hier vorherrschenden Porites-Koralle, die feste, große Blöcke bildet. Kleinere Exemplare traf ich häufig auf der Feuerkoralle *Millipora*. Die Fundorte im nördlichen Roten Meer sind in Abb. 7a zu sehen.

Astroboa ist ein typischer Vertreter des oberen Litorals und kommt sogar im Flutwassersaum vor.

Astrophyton muricatum lebt im tropischen und subtropischen Westatlantik. RAY (1959) sammelte im Hafen von Nassau auf den Bahamas Gorgonenhäupter, die ich nach der Ausbildung der Arme für *Astrophyton* halte. DAVIS beobachtete *Astrophyton muricatum* am Alligatorriff auf den Florida-Keys bis in 10 m Tiefe. Weitere Fundorte auf den Florida-Keys sind: Soldier Key, Silver Bay und Big Pine Key. Ich sammelte am Alligatorriff, vor Garden Key auf den Tortugas Inseln und in der Tampa Bay vor Anna Maria Island im Golf von Mexiko bis in maximal 10 m Tiefe (Abb. 7a). EARLE (Cape Haze Marine Laboratory)

fand *Astrophyton* in La Paguera auf Puerto Rico im flachen Wasser, RANDALL einzelne Exemplare weiter südlich auf Stevens Cay (St. John) in den Virgin Islands in 13 m.

Die Korallenriffe der genannten Fundorte sind ähnlich strukturiert. In den nördlichen Gebieten besiedelt *Astrophyton* die Octocoralle *Pseudopterogorgia*, häufig auch andere Gorgonarien. Tagsüber klammern sich die Tiere mit den Armen an der besiedelten Koralle fest und sind nur schwer zu finden, da sie farblich der Koralle angepaßt sind. Die Octocorallen stehen meist einzeln und wachsen auf grob corallinem Sand.

Der Biotop der Tampa Bay Population ist eine Ausnahme. An der Westküste Floridas fehlen wirkliche Korallenriffe. *Astrophyton* besiedelt deshalb neben kleinen, nur spärlich wachsenden Gorgonarien auch Schwämme und Algen. Korallenwuchs kommt an dieser flachen, sandigen Küste in tieferen Mulden mit härterem Untergrund vor. Am Ausgang der Tampa Bay sind derartige Mulden von 30 - 40 m Durchmesser vorhanden. Das durch die Gezeiten stark bewegte Wasser wird durch aus der Tampa Bay hinausgetragene Geschwebeteile sehr getrübt.

Astrophyton bevorzugt das temperierte Wasser des Westatlantiks und lebt - wie *Astroboa* - im oberen Litoral.

II. Populationsuntersuchungen

Bisher wurden keine Daten über Größe, Dichte und Verbreitung der benthonisch lebenden Gorgonenhaupt-Populationen veröffentlicht. Auch Wachstumsraten, Größenverteilung und Alter der Gorgonenhäupter sind unbekannt. Lediglich FEDOTOV (1924) schreibt:

"Die Gorgonocephalen leben auf reinen Klippen, auf denen sie sich in bedeutenden Massen halten."

Aufgrund von Sammlungen mit Dredschsen schließt er auf eine Regelmäßigkeit in der Verbreitung. Kleine und mittelgroße Gorgonocephali

leben küstennah, während große Exemplare (70-120 mm Ksd) nur in tieferem Wasser anzutreffen sein sollen. Doch hält FEDOTOV diese Beobachtungen nicht für gesichert, denn er betont:

"Ob diese Zonalität in der Verteilung der Gorgonocephalen konstant vorkommt, kann ich nicht sagen".

Unterwasserbeobachtungen nordischer Gorgonenhäupter liegen nicht vor. Für *Astroboa nuda* im Roten Meer und für *Astrophyton muricatum* in der Karibischen See sollen meine Populationsbeobachtungen im Folgenden mitgeteilt werden. Sie ergeben einige bemerkenswerte populationsphänologische Unterschiede zwischen den Arten.

1. Phänologie der Gorgonenhaupt-Populationen

Astroboa nuda lebt im Roten Meer nur in kleinen Gruppen. MARDER u. TSURNAMAL (1966) schreiben:

"... the basket stars appear singly; more rarely in groups of 2-4 specimens."

Die größte von mir ausgezählte Ansammlung am Landungssteg von Disched El Dabba wies nur 17 Exemplare auf. In dieser Kolonie habe ich keine Jungtiere angetroffen. Die Länge der Arme schwankte zwischen 55-90 cm, die während der nächtlichen Filtrierstellungen ausgemessen wurden. Die Körpergröße aller Tiere konnte ich nicht bestimmen, da die Kolonie wegen meiner noch geplanten weiteren Untersuchungen nicht gestört werden durfte. *Astroboa* kommt nicht an allen Stellen des Rifles vor. Sie besiedelt vornehmlich der Strömung ausgesetzte Standorte mit festem Untergrund. An diesen Stellen beträgt die Besiedlungsdichte 1-2 Individuen/m².

Von *Astrophyton muricatum* habe ich Populationen am Alligatorriff in den Florida Keys, auf den Tortugas Inseln vor Garden Key und in der Tampa Bay beobachtet, die bis zu 100 Individuen aufwiesen.

In der Garden Key Population fand ich Tiere zwischen 4-38 mm Größe. Sie lebten nur auf der Octocoralle *Pseudopterogorgia americana*. Die Besiedlungsdichte betrug 2-4 Individuen/m². Auch in der Tampa Bay

traf ich Tiere zwischen 2,5 - 52 mm Größe in einem Areal, wobei jedoch die großen Tiere durchweg nur auf festen Gorgonaria-Korallen, großen Schwämmen oder auf erhöht gelegenen Bodenwellen lebten. Der Substratwechsel von den weichen, flexiblen Armen der Pseudoptergorgia auf festeren Untergrund wird sicher durch das Heranwachsen von Astrophyton notwendig. Die elastischen Arme der Koralle können dem Flächendruck der Strömung auf die zunehmend größerwerdenden Filtrationsschirme nicht mehr standhalten. Sie werden durch diese Belastung zu Boden gedrückt, so daß für Astrophyton zur Ausbildung des Filtrationsschirmes ein Standortwechsel auf ein festeres Substrat erforderlich wird. In den Astrophyton-Populationen habe ich keine "Zonierung" der Individuen gesehen. Alle Altersstufen kommen im gleichen Areal in der gleichen Tiefe vor, nur daß die größeren Tiere anderes Substrat besiedeln; doch liegen die verschiedenen Anheftungsstandorte alter und junger Tiere nebeneinander. Der nordische Gorgonocephalus durchläuft auf der Alcyonarie Gersemia einen Teil seines postlarvalen Lebenszyklus (FEDOTOV 1924; 1931; MORTENSEN 1927). Erwachsene Tiere bevorzugen nach FEDOTOV "reine, von der Strömung gut umspülte Klippen". Ich habe Alcyonarien meist nur in ruhigem Wasser gesehen, was bedeuten würde, daß die adulten Tiere in nordischem Meeren Wanderungen zu geeigneten, beströmten Standorten unternehmen müssen.

Die Verteilung der Astrophyton- und Astroboa-Kolonien beschränkt sich auf kleine, begrenzte Areale. Massenansammlungen von Gorgonenhäuptern, wie sie in den nördlichen Meeren nach FEDOTOV vorkommen sollen, habe ich nicht gesehen. Die merkwürdige, disjunkte Verteilung der Populationen kann meines Erachtens nur in der Art der Verbreitung begründet liegen. Günstige Strömungsbedingungen könnten bei diesen passiven Filtrierern einen Einfluß auf die Verbreitung der Populationen ausüben; doch gibt es sehr viele Standorte, wo die Tiere trotz günstiger Strömungsbedingungen nicht siedeln.

Zur Untersuchung der Frage der Populationsverbreitung habe ich zuerst die Größenverteilung innerhalb einer Population bestimmt.

2. Größenverteilung

Als Parameter für die Größenverteilung benutze ich den Körperscheidendurchmesser. Die Armlängen sind für diese Zwecke ungeeignet, da sie am konservierten Tier eingerollt sind und bei Berührung sehr leicht abbrechen.

Abb. 3 zeigt das Größenverteilungsdiagramm der Garden Key Population ($n = 93$), in dem die rhythmische Verteilung zwischen 5-30 mm Ksd auffällt. Die drei Maxima kann ich nur als Altersklassen innerhalb der Population deuten, was eine feste Fortpflanzungszeit voraussetzt. Die Garden-Key-Population ist jung und gerade in der Entwicklung begriffen. Ich habe Stichproben aus gleichen Monaten dieser Population mit Stichproben der Tampa Bay verglichen, die mit $p = 0,001$ (χ^2 Test) einen signifikanten Größenunterschied zeigten. Die Tampa-Bay-Population ist im Durchschnitt größer.

Die Größenverteilung erlaubt einige Aussagen über die jährliche Zuwachsrates. Das erste Maximum im Diagramm bei etwa 7-8 mm Ksd bedeutet, daß die Tiere im ersten Jahr noch nicht geschlechtsreif werden, da die Gonadenentwicklung - wie später gezeigt wird - erst bei etwa 10 mm Größe einsetzt. Die Wachstumsrate des Ksd beträgt wahrscheinlich in den beiden ersten Jahren jährlich etwa 10 mm. Diesen Schluß ziehe ich aus zwei Sammlungen vom gleichen Ort, die genau ein Jahr auseinander lagen. Die Tiere wurden in der Tampa Bay gedredscht, weshalb ich einen repräsentativen Querschnitt jeder Stichprobe annehme.

Am 10.1.1965 wurden 23 Tiere mit $M=27$ mm Ksd gesammelt; am 2.1.1966 $n=27$ mit $M=35$ mm Ksd. Der Größenunterschied ist mit $p=0,013$ einigermaßen gesichert. Bei keiner Stichprobe wurden Jungtiere unter 10 mm gefunden, so daß die Differenz der Mittelwerte von $M=8$ mm dem ungefähren jährlichen Zuwachs im dritten Jahr entspricht. Es ist anzunehmen, daß Astrophyton mit zunehmender Größe langsamer wächst. Ich möchte daher das Alter eines Tieres von 50 mm Ksd mit 5-8 Jahren angeben. FELL (in BOOLOOTIAN 1966) hält Gorgonenhäupter von 50 mm Ksd für 20-30 Jahre alt, was ganz sicher zu hoch gegriffen ist. Ich

möchte betonen, daß das geringe Zahlenmaterial, bedingt durch die geringe Größe der Populationen, nicht beweiskräftig genug ist. Endgültige Aussagen über Wachstumsraten und Alter können deshalb nur getroffen werden, wenn markierte Tiere im Riff über Jahre beobachtet und ausgemessen werden, wie es RANDALL, STARCK u. SCHROEDER (1964) am Seeigel *Diadema antillarum* gemacht haben.

3. Verbreitung, Dichte und Regulierung der Populationen

Die rhythmische Größenverteilung der Garden Key Population werde ich als einen Hinweis für das Vorhandensein einer Bodenlarve. Das Vorkommen einer bisher noch unbekannten Bodenlarve wird auch durch die Größe der Oocyten wahrscheinlich, die ich später ausführlich beschreibe. Benthonische Tiere mit planktonischen Larven haben stets kleine Eier. Die freischwimmenden Larven sind alle annähernd gleich alt. Sie führen von der Metamorphose zu einem Massenbefall des Substrates. Die Populationsdichten derartiger Tiere sind deshalb außerordentlich hoch und müssen eine charakteristische Altersverteilung zeigen, was ich am Beispiel eines typischen Ophiuren erklären möchte.

Die hohen Besiedlungsdichten der Ophiurenpopulationen sind zu einem festen ökologischen Begriff geworden. Ophiurenböden können bis zu 10.000 Individuen/m² aufweisen (RIEDL 1966). Ich habe vergleichsweise 571 *Ophiothrix fragilis* von einem Ophiurenboden bei Dinard in Frankreich ausgemessen. Die Größenverteilung zeigt erwartungsgemäß ein ausgeprägtes Maximum mit nur geringer Streuung (Abb. 3). Das Verteilungsbild der *Astrophyton*-Population kann ich nur in Verbindung mit einer Bodenlarve erklären. Alle Altersklassen haben sich in einem Areal entwickelt und bleiben zusammen.

Die Gorgonenhaupt-Populationen sind für Ophiuroideenverhältnisse individuenarm. Die geringe Individuenzahl läßt eine hohe Mortalitätsrate der Eier und Larven erwarten, obwohl die Weibchen sehr viele Eier produzieren. FEDOTOV (1916) fand in einem Genitalsack allein 200 Eier. Für diese Verluste der Eier und Larven kann es verschiedene Gründe geben.

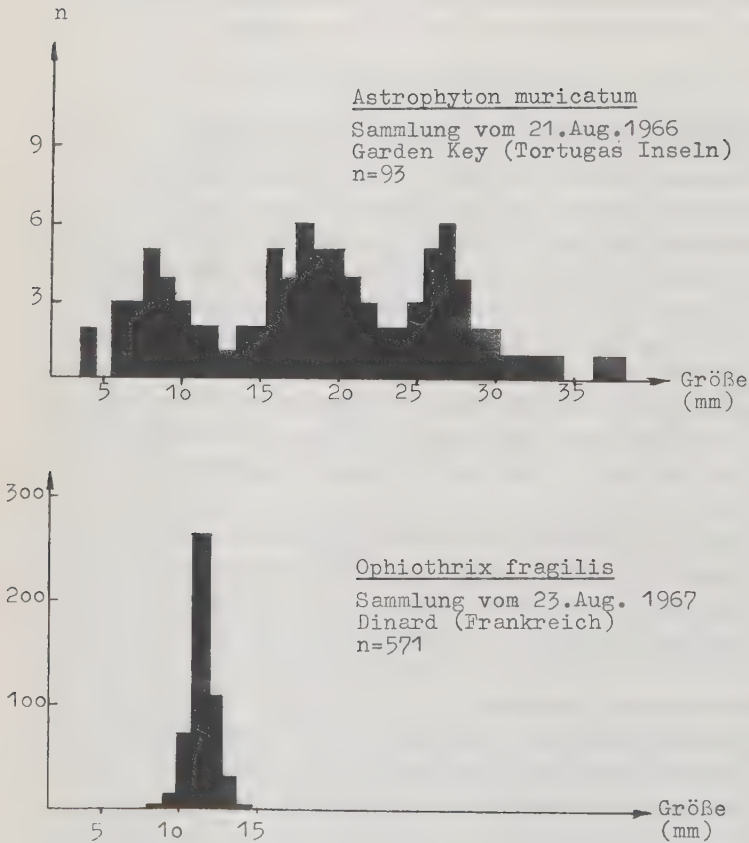


Abb. 3

Vergleichende Größenverteilungsdiagramme von zwei Ophiuroidenpopulationen

Ordinate : Häufigkeit n

Abzisse : Größe des Ksd in mm

Gorgonenhaupt-Populationen zählen noch zu den "intertidal populations", für deren hohe Mortalitätsraten HANCOCK u. SIMPSON (1960) besonders physikalische Faktoren (Temperatur und Salinitätswechsel, Wind, starke Strömung) verantwortlich machen. Die Eier eines Geleges werden bei der ständig wechselnden Strömung leicht fortgespült. Außerdem können entoparasitische Myzostomiden, die die Genitalsäcke befallen und nach FEDOTOV (1916) zur Sterilität ihres Wirtes führen, einer Population erheblichen Schaden zufügen. Über den Parasitismus von Protomyzostomum an Astrophyton berichte ich später. Hohe Verlustraten der Eier können fernerhin dadurch entstehen, daß Gorgonenhäupter mit den Armen in die eigenen Bursen eindringen, diese zerstören und Oocyten aus den Genitalsäcken herausreißen. Bei intakten Tieren habe ich Eier auf den Armen gefunden. Bei Astrophyton tritt als anomales Verhalten Autophagie auf, die meist durch Abtragen der Eier aus den Gonaden beginnt. Das Auffressen der eigenen Eier habe ich nicht gesehen. Durch diese Verhaltensweise kommen viele Eier nicht zur Befruchtung.

Wegen des geringen Umfanges der Populationen können sich die Tiere maximal günstig über die zu besiedelnde Fläche verteilen. Da die Filtrationsorte der Einzeltiere nach Möglichkeit immer erhöht liegen, und der immer in der Strömung befindliche Standort außerdem eine exponierte Stelle im Riff darstellt, würde bei größerem Umfang der Populationen Raumnot auftreten, in dem die Tiere ihre Armfächer nicht voll ausstrecken oder durch zu dicht hintereinander stehende Filtrationsschirme sich die Nahrung gegenseitig wegfiltrieren könnten. Schon in den kleinen, von mir beobachteten Kolonien trat eine Regulation der Populationsdichte durch bestimmte Standortverhaltensweisen auf, wie ich am Beispiel der Astroboa-Kolonie zeigen werde.

Der Besiedlungsraum der Astroboa-Kolonie von Disched El Dabba war eng begrenzt. Der von ihr besiedelte Steinwall des Landungssteges hatte eine Breite von 2-2,5 m, wobei die eigentliche, zur Strömung günstig gelegene Besiedlungsfläche an der Spitze des Steges nur etwa

40 m² groß war. Die Individuen der Kolonie müssen sich also günstig über den zur Verfügung stehenden Raum verteilen, d.h. es müssen Verhaltensmechanismen erfunden werden, die diese maximale Verteilung ermöglichen. Wie Abb. 7 b zeigt, halten die Tiere einen Individualabstand von 1-1,5 m ein und stehen außerdem versetzt. Nur zwei Tiere saßen nebeneinander und bildeten regelmäßig Fächer, die in einer Nacht 1,34 und 1,94 m breit waren. Gemeinsame Filtrationschirme wurden auch mit dem nachtaktiven Crinoiden *Heterometra* gebildet (Abb. 10 b). Die Verteilung über den Besiedlungsraum hat sich im Laufe der Zeit eingespielt, so daß ich vorerst nichts über den Mechanismus der Verteilung erfuhr. Die Tiere sind standortstreu geworden und störten sich deshalb gegenseitig nicht mehr. Ich konnte jedoch an den beiden Gemeinschaftsfächern allabendlich verfolgen, daß sich die Armfächer der Einzeltiere ineinander verhakten und die Arme zu drücken und ziehen begannen. Diese Bewegungen kamen erst nach einiger Zeit zum Stillstand. Das Verhalten kann als Territorialverhalten bezeichnet werden und wird auch gegen andere bewegliche Biotopangehörige ausgeführt. Ich habe derartige "Revierkämpfe" später zwischen *Astroboa* und *Heterometra* beobachtet, wobei jedoch der kleinere Crinoide immer zur Seite gedrückt wurde. In Abb. 10 b sind rechts im Bild zwei Arme von *Astroboa* und *Heterometra* ineinander verwickelt zu sehen, wobei anschließend ein Ziehen der Arme jeder in seiner Richtung begann. Ähnliche Stoß- und Zugbewegungen konnte ich bei Individuen einiger *Heterometra*-Populationen beobachten.

Es scheint also, als wenn die Individuen dieser "fächerfiltrierenden" Organismen ihren Standortflächenanspruch mit dem gebildeten Verhalten durchsetzten. Dies Verhalten braucht danach nicht mehr aufzutreten, wenn eine optimale Verteilung der am Tagesstandort und für die Nachtaktivität reviertreuen Individuen kleiner Populationen erreicht ist.

Territoriales Verhalten ist bei Stachelhäutern selten und wurde bei Ophiuroideen erstmals von MAGNUS (1962-64) entdeckt. Er beschrieb charakteristische Abwehrbewegungen bei *Ophiocoma scolopendrina*, die

das extreme Habitat trockenfallender Gezeitentümpel besiedelt. MAGNUS betont, daß ein Territorialverhalten eine wichtige Voraussetzung zur Besiedlung schwieriger Habitats ist. Ich wollte in einem Experiment die Individuen innerhalb der Astroboa-Kolonie verfrachten, um dann zu beobachten, wie sich die Tiere nach vielleicht anfänglich heftigen "Territorialkämpfen" allmählich über den Besiedlungsraum neu verteilen und welcher Zeitraum dazu benötigt wird. Für die regelmäßigen Beobachtungen der Aktivitätsperioden durfte die Kolonie jedoch nicht gestört werden. Leider fand ich später nicht mehr die Zeit, dieses Experiment durchzuführen. Die Besiedlungsdichte kann also durch Verhaltensweisen reguliert werden. Welche Mechanismen aber die Individuenzahl der Populationen regeln, bleibt zu untersuchen.

4. Färbung

Jede Gorgonenhaupt-Population weist charakteristische Färbungen auf, die meist dem Substrat angepaßt sind. Farbübereinstimmungen mit dem besiedelten Substrat kommen viel bei marinen Wirbellosen vor (NICOL 1967). Die Färbungen der Ophiuroideen beruhen zum größten Teil auf verschiedenen Carotinoiden und Melaninen, die aboral im Integument enthalten sind (Zusammenstellung bei VEVERS in BOOLOOTIAN 1966).

Um eine Korrelation zwischen der Körperfarbe und dem besiedelten Substrat nachzuweisen, habe ich bei zwei Astrophyton-Populationen (Garden Key und Tampa Bay) die Farbe der Einzeltiere und die Farbe des Substrates notiert. Meist wiesen die Tiere verschiedene Farbtupfen auf, die gewöhnlich aboral den Rändern folgen und deshalb oft als "Augenflecke" bezeichnet werden. Bei diesen Tieren habe ich die am häufigsten vorkommende Farbe gewertet.

In Tab. 1 sind die auftretenden Farben beider Populationen aufgeführt, wobei braun in vier Tönungen unterteilt wurde.

Population

<u>Farbe</u>	<u>Garden Key</u> (n=93)	<u>Tampa Bay</u> (n=95)
braun	30	29
dunkelbraun	13	2
hellbraun	25	4
rostbraun	3	10
gelb	16	1
grau	1	16
weiß	5	2
schwarz	-	28
rotorange	-	2
olivgrün	-	1

Tab. 1

Farbverteilung
von zwei
Astrophyton-
Populationen

In beiden Populationen überwiegen braune Töne: Tampa Bay 48 %, Garden Key 76 %. Auch bei den von Mrs. EARLE für mich in La Paguera gesammelten Tieren (n=23) sind 72 % bräunlich gefärbt.

Das Auftreten verschiedener Pigmente in einer Population steht in Zusammenhang mit der besiedelten Koralle. Alle braungetönten Exemplare wurden auf Pseudopterogorgia gesammelt, die nur in den Variationen braun und braungelb vorkam. In der Tampa Bay trat eine rotviolette Gorgonaria auf, die in Garden Key fehlt, da sie tiefes Wasser bevorzugt. Von dieser Koralle stammen alle rostbraunen Exemplare. Die beiden seltenen rotorangenen Tiere fand ich auf einem roten Schwamm. Die schwarzen Exemplare der Tampa Bay, die in Garden Key völlig fehlen, sammelte ich von dunklen Schwämmen. Dieser Fund ist bemerkenswert und steht im Gegensatz zu VEVERS, der nach Untersuchungen von FONTAINE an typischen Ophiuren feststellte:

"the proportion of pale Ophiocomina in a population increases with depth".

Schwarze Tönungen werden besonders durch Melanine hervorgerufen. Nach Tab. 1 sind fast 30 % der Tiere der in tieferem Wasser vorkommenden und weniger dem Licht ausgesetzten Tampa-Bay-Population schwarz. VEVERS hebt hervor, daß es bis jetzt keine Erklärung für die verschiedenartige Verbreitung von verschiedenen Formen des Mela-

nins in Populationen gibt. Eine vergleichend-biochemische Untersuchung ist unbedingt notwendig.

Die Farbadaptation an das besiedelte Substrat habe ich im Farbfilm aufgenommen. Die Farbe wechselt mit dem Substrat und der Wassertiefe. Astrophyton zeigt keinen physiologischen Farbwechsel. Die Körperfärbung ist eine morphologische Färbung, die wahrscheinlich nahrungsabhängig ist, wie es bereits FOX (1953) für einige Ophiuren vermutete. Diese Ergebnisse lassen vermuten, daß Astrophyton aktiv vom besiedelten Substrat frißt. Von den inneren Organen ist bei Astrophyton der Darm mit seinen radiären Aussackungen einheitlich gelb bis olivgrün gefärbt. In vielen Fällen stimmt die Farbe der Oocyten mit der Integumentfarbe überein.

Astroboa nuda kann grau, dunkel-violett, braun, dunkelbraun, gelblich-weiß bis schwarz gefärbt sein. TSURNASMAL u. MARDER schreiben, daß in der von ihnen beobachteten Population 30-40 % der Tiere hellere Farben aufwiesen, nämlich vorwiegend gelbe bis braungelbe Tönungen.

III. Einfluß von Umweltsreizen auf das Verhalten

a) im natürlichen Biotop

1. Einfluß von Licht und Strömung auf die Aktivitätszeiten und das Standortverhalten

Die tägliche periodische Schwankung des Lichtes und der Wasserströmung durch Gezeiten und Wind übt auf Aktivität und Standortverhalten der Gorgonenhäupter einen entscheidenden Einfluß aus, was die regelmäßige Beobachtung im Korallenriff ergab.

Kurz vor Sonnenuntergang beginnt die in der Nacht liegende Aktivitätsphase. Die am Tage an Dunkelpunkten eingerollten Tiere führen langsam Suchbewegungen aus. Die Filtrierarme sind zu Spiralen über der Körperscheibe eingerollt, während die Lokomotionsarme die ersten kriechenden Bewegungen ausführen. Erst bei völliger Dunkelheit er-

klimmen die Tiere erhöht gelegene Standorte, z.B. hervorstehende Korallenblöcke, wo die Arme bei Vorhandensein einer Strömung zu einem charakteristischen, parabelspiegelartigen Filtrierschirm entfaltet werden, mit dem Plankton eingefangen wird. Der Filtrationsort liegt etwa 60-80 cm vom Tagesstandort entfernt und wird jede Nacht eingenommen. Astroboa ist standortstreu. Ich habe einzelne Tiere markiert, indem ich Arme amputierte (Abb. 13). Auf diese Weise konnte ich die nächtlichen Wanderungen der Einzeltiere verfolgen. Von der ersten sichtbaren Bewegung am Tagesstandort im noch einge-rollten Zustand bis zur Ausbildung des ersten vollen Fächers verstrichen meistens 40-45 Minuten, was ein Protokollauszug zeigen soll. Es sind nur die Daten, die die Aktivität betreffen, genannt. Die markierten Tiere sind mit römischen Ziffern bezeichnet:

Dienstag, 24.8.1965 Disched El Dabba

Wasserstand: 75 cm, kurz vor Höchststand der Flut Beobachtungs-Beginn

Wind: NW, mäßig stark

Wassertemperatur: 25° C

18.47 Uhr	Sonnenuntergang
18.52	III beginnt mit Suchbewegungen der Arme
19.04	III streckt Hauptarme aus Höhle
19.07	V aus Höhle heraus
19.11	III am Filtrationsort angelangt, streckt fünf Hauptarme aus, aber noch keine Fächerbildung
19.16	I und II ziemlich gleichzeitig aus Höhle heraus
19.22	V am Filtrationsort, unvollständiger Fächer
19.27	I und II strecken Arme am Ort, Verhakeln der Arme, sehr unruhig
19.33	erster voller Fächer von V
19.35	zweiter voller Fächer von III. (Die weiteren Fächer werden ziemlich schnell hintereinander gebildet, so daß ich nicht kontrollieren konnte)
19.37	zwölf volle Fächer

Astroboa hatte gewöhnlich 30-40 Minuten nach Sonnenuntergang Filtrierschirme gebildet. MAGNUS (1963 a, 1962-64, 1964 b, 1966) untersuchte nachtaktive Federsterne und Seefedern, die ihre Aktivität begannen, wenn die Beleuchtungsstärke außerhalb des Wassers unter 100 Lux sank. Eine Messung der Unterwasserbeleuchtungsstärke muß noch durchgeführt werden. Der Beginn der anlaufenden Aktivitätsphase hängt von der Belichtung des Tagesstandortes ab, was auch MAGNUS

bei seinen Beobachtungen feststellte. Astrophyton war an den von mir untersuchten Standorten weniger lichtempfindlich als Astroboa, da sie tagsüber auf den besiedelten Octocorallen dem Licht völlig ausgesetzt war, während Astroboa in dem viel stärker strukturiertem Untergrund am Tage guten Lichtschutz genoß. Wurde Astroboa nachts durch das starke Licht einer Lampe gereizt, rollte sie die Hauptarme sofort spiralg ein, nachdem vorher alle untergeordneten Verzweigungen jeweils in einem Winkel von 90 Grad zueinander eingeklappt waren (Abb. 4). DAVIS konnte dagegen bei der wenig lichtempfindlichen Astrophyton-Population vom Alligatorriff in Florida einen Scheinwerfer dicht hinter einen Arm halten, ohne daß sich dieser einrollte. DAVIS wollte durch das Licht Plankton durch Phototaxis anlocken, um verfolgen zu können, wie die Arme Plankton fangen.

Die Öffnung des aus mehreren Armen gebildeten Filtrationsschirmes wird der Strömung zugekehrt, d.h. die aboralen Armseiten weisen zur Strömungsrichtung. Bei Astroboa betrug der Schirmdurchmesser zwischen 77-128 cm. Die Schirme sind je nach Standort verschieden stark zur Vertikalen geneigt. Mit den Lokomotionsarmen klammert sich das Tier während des Filtrierens am Substrat fest (Abb. 5), wobei ihm die Klammerhaken auf der Oralseite behilflich sind. Oft wird die Wasseroberfläche mit den Filtrierarmen berührt, die dann gewöhnlich eingerollt werden.

Ferner können einige Tiere aus räumlicher Not im flachen Wasser nicht alle Arme nach unten ausstrecken. Diese Arme verdrehen sich um 180 Grad, um die Aboralseite zur Strömung stellen zu können, und bilden so einen neuen Fächer, der vor den anderen Armfächern parallel steht.

Das Vorhandensein einer Strömung ist für den Beginn des Filtrierens notwendig. In einigen Nächten war das Wasser am Standort der Astroboa-Kolonie wenig bewegt. Astroboa verließ dann wohl den Tagesstandort, bildete jedoch keine Schirme aus. Die Arme wurden unruhig hin und her bewegt.

Während des Filtrierens kann die Strömung wechseln. *Astroboa* reagierte auf Strömungswechsel in weniger als 15 Minuten, löste den Schirm auf und orientierte sich zur neuen Richtung.

Die Abhängigkeit der Aktivität von Licht und Strömung zeigt Abb. 6. In Abständen von 30-45 Minuten zählte ich in vielen Nächten die Anzahl der vollen Filtrationsschirme der *Astroboa*-Kolonie aus, die das Maß der Aktivität sein sollten. Weiterhin bestimmte ich Strömungsrichtung und Wasserstand. Eine Besonderheit des Standortes muß hervorgehoben werden, da sie das Aktivitätsverhalten beeinflusste. In den Sommermonaten weht ein beständig starker Wind aus NW, der das Oberflächenwasser in Strömung versetzt und selbst der Flutrichtung entgegenwirken kann. Bei Beginn der Aktivitätsphase waren die Öffnungen der Filtrationsschirme dem Land zugekehrt, d.h. es wurde die "Windströmung" ausgenutzt, obwohl die Flutrichtung entgegengesetzt kam. Im Untersuchungsgebiet gab es einige Tiere, die in tieferem Wasser weiter draußen lebten und deshalb in der Standortskizze nicht eingetragen sind (Abb. 7). Diese Tiere nutzten nur die Gezeitenströmungen aus, da der Wind das Wasser nur oberflächlich in Bewegung versetzen kann. Die Aktivität beginnt ziemlich einheitlich. Der Wind weht stark aus NW, wird jedoch durch thermischen Ausgleich zwischen Land und Meer drei Stunden nach Sonnenuntergang schwächer. Die Kolonie wird durch uneinheitliche Strömungsrichtungen unruhig. Einige Tiere lösen deshalb ihre Schirme auf, während der Rest kurz vor dem Höchststand der Flut sich nach der Flutrichtung orientiert, die Schirme also wieder um 180 Grad dreht und jetzt dem offenen Meer zukehrt. Bei Einsetzen der Ebbe wird die Strömungsrichtung abermals geändert, die Stellung der Schirme erneut verdreht und dem Land zugewandt. Danach ist die Kolonie 2,5 Std. voll aktiv, da Wind- und Gezeitenrichtungen zusammenfallen. Beim Abflauen des Windes gegen 2,25 Std. nutzen die Tiere nur noch die seewärts gerichtete Ebbeströmung aus, wobei die Aktivität mit Schwächerwerden der Strömung auf Null geht. Etwa zwei Stunden vor Sonnenaufgang setzt der Wind wieder ein, wodurch einige Tiere kurzzeitig aktiv werden. Beim Auftauchen des ersten Lichtstreifens am



Abb. 4

Astroboa beim Einrollen eines Hauptarmes. Die untergeordneten Verzweigungen klappen im Winkel von 90 Grad zueinander ein. Gefangene Planktonen werden von den Armenden umschlungen und eingeknüllt (Pfeil)

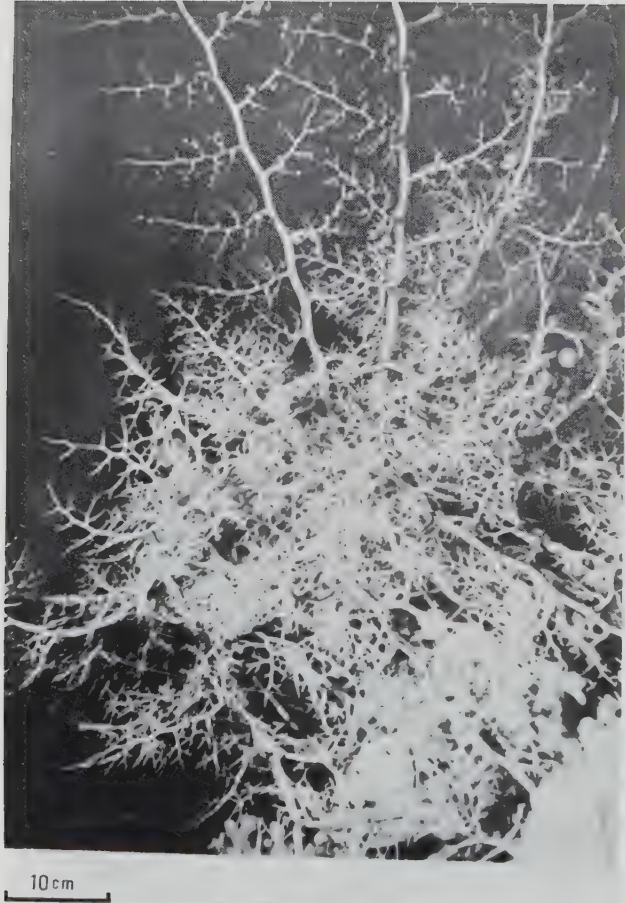


Abb. 5

Astroboa während der nächtlichen Aktivitätsperiode schräg von der Seite gesehen. Mit den Lokomotionsarmen klammert sich das Tier am Substrat fest. Die langen Arme werden zum Fächer gestreckt

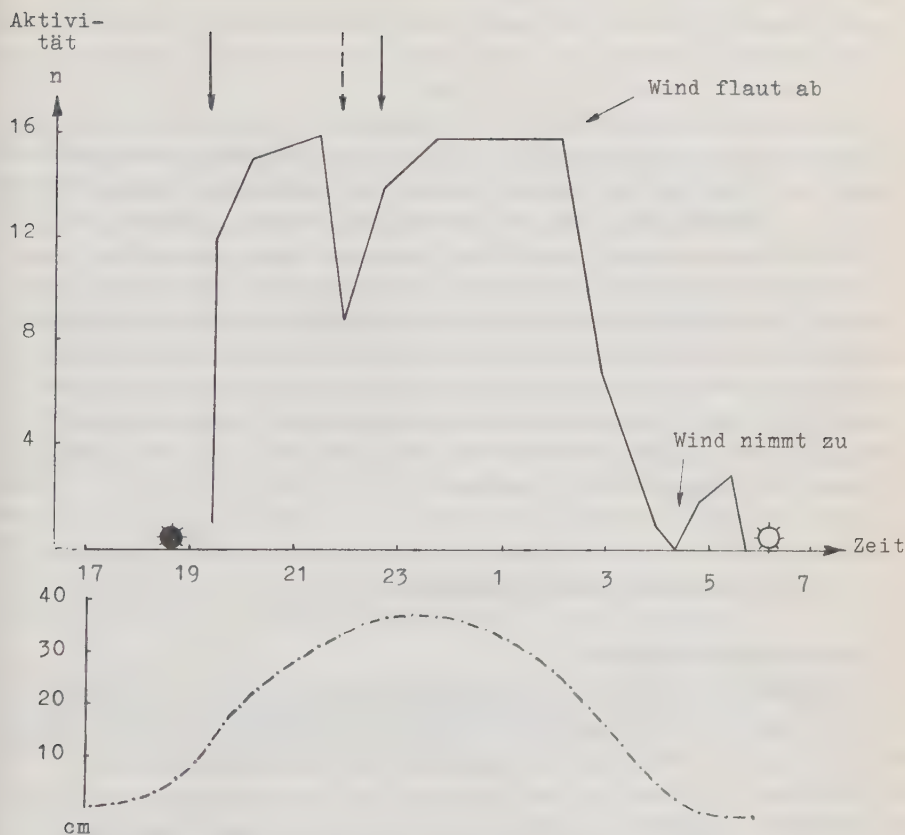


Abb. 6

Die Aktivität von *Astroboa nuda* bei Disched El Dabba in der Nacht vom 19. zum 20. August 1965 in Abhängigkeit der Gezeiten (gestrichelte untere Kurve) und Wasserströmung, die durch Wind verursacht wird. Die Anzahl der filtrierenden Tiere ist das Maß der Aktivität

—————> Filtrationsschirm dem Land zugekehrt

-----> Filtrationsschirm dem Meer zugekehrt

Horizont kriechen die Tiere innerhalb sehr kurzer Zeit zu ihren Tagesstandorten zurück. 20 Minuten vor Sonnenaufgang ist keines der Tiere mehr zu sehen.

Am Tagesstandort sind die Tiere bewegungslos zu einem Knäuel zusammengezogen, wobei die Filtrierarme zu engen Spiralen oralwärts eingerollt sind. An *Astrophyton* konnte ich im Aquarium beobachten, daß die Endverzweigungen der Filtrierarme im Kieferapparat die nachts gefangene Nahrung abstreifen. Außerdem hält *Astrophyton* dickere Arme über die lichtempfindliche Körperscheibe, um Schatten zu erzeugen, was ich auch im Freiland sehen konnte. Die größere Lichtempfindlichkeit der Körperscheibe prüfte ich, indem ich mit einem gerichteten, dünnen Lichtstrahl Arme und Körperscheibe einzeln abtastete. Bei Einzelbestrahlung der Körperscheibe erfolgte starke Bewegung der Arme, die sich über der Körperscheibe falteten. Diese Bewegung habe ich im Film festgehalten.

b) unter Laboratoriumsbedingungen

2. Auslösung von Aktivität

In Gefangenschaft behalten Gorgonenhäupter ihre nächtliche Aktivität bei. Die Tiere werden nach Einbruch der Dunkelheit unruhig und beginnen, im Aquarium umherzukriechen. Wegen des Fehlens einer gleichmäßigen Strömung werden jedoch keine Filtrierschirme gebildet. Bei Änderung der Photoperiode durch Dauerlicht in der Nacht, habe ich die "innere Uhr" der Tiere um 12 Stunden verstellen können. Tagsüber wurden die Becken verdunkelt. Schon nach kurzer Zeit (6-8 Tage) ließ sich so die Aktivitätsperiode verlegen, um die Tiere auf diese Weise auch tagsüber füttern zu können. Für den exakten Nachweis einer "inneren Uhr" werde ich noch ergänzende Aktivitätsbeobachtungen bei Dauerlicht und Dauerdunkel durchführen.

Daß Strömung als mechanischer Reiz zur Ausbildung des Filtrationsfächers notwendig ist, habe ich experimentell an *Astrophyton* nach-

geprüft. Ich hielt kleinere Tiere bis 20 mm Ksd in einem extra gebauten Strömungskanal, in dem die Strömung kurzzeitig unterbrochen werden konnte. Astrophyton bildete nur in der Strömung Fächer, die sofort wieder aufgelöst wurden, wenn ich die Strömung stoppte. Ich schließe daraus, daß Gorgonenhäupter einen mechanischen Reiz zur Fächerbildung benötigen. Da sie sich durch aktive Ortsbewegung der Strömung entgegenstellen, reagieren sie rheotaktisch positiv. Einen weiteren Versuch zur Rheotaxis werde ich später beschreiben.

Eine Aktivität der in Ruhestellung über der Körperscheibe eingerollten Arme läßt sich durch chemische Reize hervorrufen. In den Podien der Arme von Ophiuroideen befinden sich Chemorezeptoren (u.a. CHAET in MILLOTT 1967). Ich habe Meerwasserlösungen von Glucose (0,1 %) Peptonen, Essigsäure (stark verdünnt), konzentrierte Kochsalzlösung und filtrierte Fleischextrakte von Garnelen und einigen Fischen aus einem Glasrohr in Richtung auf die eingerollten Arme gegeben, ohne daß dabei ein Wasserstrahl die Arme traf. Die Tiere antworteten mit Entfaltung der Arme und führten Suchbewegungen aus. Vor Essigsäure und konzentrierter Kochsalzlösung krochen sie vom Reizort weg. Der Blindversuch mit reinem Meerwasser ergab keine Reaktion.

Nach meinen bisherigen Freilandbeobachtungen kann ich nicht sagen, ob die Reaktion auf chemische Reizung auch im Freiland für die Auslösung der Aktivität in Frage kommt.

3. Auslösung des Fangverhaltens des filtrierenden Armes

Im natürlichen Biotop sind es in erster Linie taktile Reize, die durch das Auftreffen der verschieden großen Beute entstehen und dadurch verschiedene Fangverhaltensweisen auslösen. Im Kapitel des Nahrungsfangverhaltens werde ich diese Frage erörtern. Die Stärke des taktilen Reizes kann im Wesentlichen zwei Fangverhaltensweisen hervorrufen. Bei schwacher Reizung, z.B. das Auftreffen von Planktonen, wird die Beute von den Armen digungen umklammert und verbleibt - als kleiner Knoten sichtbar (Abb. 14) - im Arm, während

bei starker Reizung, also das Auftreffen großer Nahrungsbrocken, die Beute von dickeren Armendigungen umklammert und sofort zum Mund transportiert wird. Beide Fangverhaltensweisen des filtrierenden, intakten Armes lassen sich experimentell auslösen. Als schwachen, taktilen Reiz benutzte ich den gezielten, dünnen Wasserstrahl aus einer Pipette, den ich direkt auf den filtrierenden Arm richtete. Die getroffenen Armendigungen wurden dabei eingerollt, während der gesamte Arm noch in Filtrierstellung verbleibt. Diese Reaktion läßt sich außerdem leicht hervorrufen, wenn irgendein Gegenstand vor den Arm gehalten wird, wobei der Strömungsschatten des Gegenstandes das Einrollen der Armendigungen bewirkt.

Durch starke taktile Reizung bei Berühren mit einem Stab o.ä. rollt sich der gesamte Arm ein.

Die Fangverhaltensweisen lassen sich auch durch chemische Reize hervorrufen. Ich habe die bereits vorher genannten, in Meerwasser aufgelösten Stoffe in einiger Entfernung vor dem filtrierenden Arm ins Wasser gegeben, um die Möglichkeit eines taktilen Reizes durch den Strahl der Pipette auszuschalten. Die gelösten Stoffe wurden also durch die vorhandene Strömung zum Arm getragen. Die Arme führten bei Reizung die spiralige Einrollbewegung aus.

4. Erörterung

Die tagesperiodische Änderung des Lichtes ist der primäre Zeitgeber der Aktivitätsphasen. Bei den Gorgonenhäuptern ist eine "innere Uhr" nachweisbar, die sich im Verlauf der Evolution als Anpassung an die Zeitstruktur der Umwelt entwickelt hat. Für die Ausbildung der Filtrierschirme ist Wasserströmung erforderlich. Gorgonenhäupter stellen sich durch aktive Ortsbewegung der Strömung entgegen. Sie sind positiv rheotaktisch. Es müßte experimentell nachgeprüft werden, ob eine "innere Uhr" für die Strömungsperiodik der Gezeiten besteht.

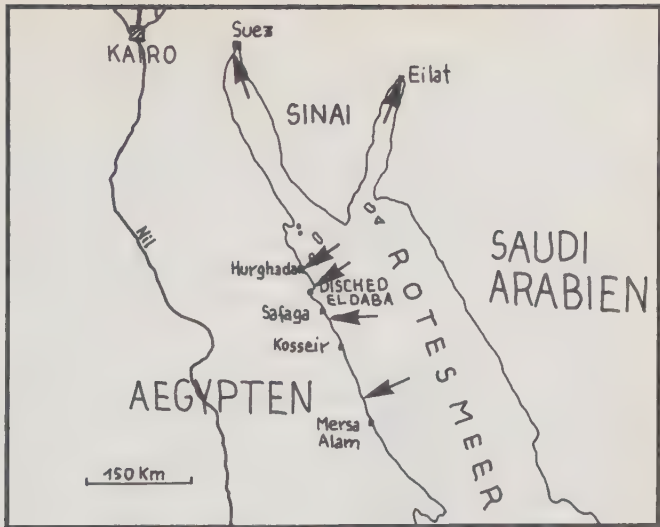
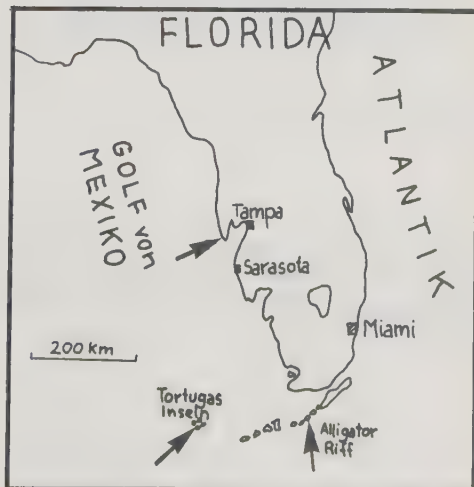


Abb. 7 a Fundorte (Pfeile) von *Astroboa nuda* an der ägyptischen Küste des Roten Meeres (oben) und *Astrophyton muricatum* in Florida (unten)



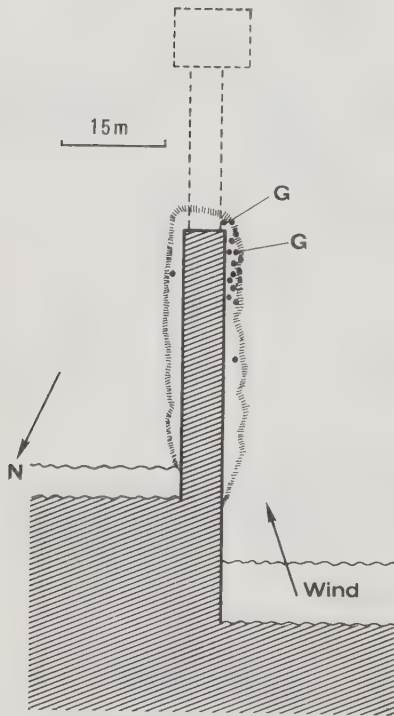


Abb. 7 b

Standortskizze der Astroboa-Kolonie von Disched El Dabba am Roten Meer. Die Tiere konzentrieren sich an der Spitze des Landungssteiges, an der die größte Wasserbewegung herrscht

Die Nachtaktivität der Gorgonenhäupter könnte eine phylogenetische Anpassung sein, die beim Übergang vom substratweidenden Tier zum Planktonfiltrierer entstand. Zooplankton unterliegt häufig durch negative Phototaxis tagesperiodischen Vertikalwanderungen, d.h. daß nachts der Planktonreichtum im oberen Litoral größer ist. Ich neige deshalb zu der Ansicht, daß sich Gorgonenhäupter diesen Bedingungen angepaßt haben, wozu auch die Entwicklung besonderer Standortverhaltensweisen erforderlich war.

Bisher sind nur zwei weitere nachtaktive, passive Filtrierer bekannt. Der comatulide Crinoide Heterometra gleicht im Standortverhalten und in den Aktivitätszeiten nach den Beobachtungen von MAGNUS den Gorgonenhäuptern, während jedoch bei der im Substrat festsitzenden Seefeder Scytaliopsis djiboutensis Tidenstände und wechselnde Wasserbewegungen weniger Einfluß auf die Aktivität ausüben (MAGNUS 1966).

IV. Gorgonenhäupter als selbständige ökologische Einheit

Die große Körperfläche einzelner Gorgonenhäupter bietet für andere Organismen Habitatmöglichkeiten. Sie besiedeln ständig oder zeitweise das Gorgonenhaupt oder aber seine Gegenwart beeinflußt das Verhalten von Individuen der eigenen oder fremden Art. Ich will diese Beziehungen individueller Gorgonenhäupter zu anderen Individuen im Folgenden schildern und sie dabei in interspezifische und intraspezifische derartige Beziehungen einteilen.

1. Interspezifische Beziehungen

1.1 Parasitismus

FEDOTOV (1916) und MORTENSEN (1927) berichten über den Endoparasitismus des Myzostomiden Protomyzostomum an Gorgonocephalus.

Ich fand *Protomyzostomum* ebenfalls endoparasitisch in den Bursen von *Astrophyton* (Abb. 8); die Parasiten waren zwischen 110-189 μ groß. Die meisten Exemplare befinden sich in direkter Nähe der Genitalsäcke. Es ist bekannt, daß sie die Bursenwand durchbrechen, in das Metacoel eindringen, um dann die Genitalsäcke zu befallen. Der Befall kann nach FEDOTOV zur Sterilität des Wirtes führen.

Von 72 untersuchten Tieren der Tortugas-Population waren 56 von *Protomyzostomum* befallen.

1.2. Kommensalismus

TSURNAMAL u. MARDER schreiben von einem cyclopoiden Copepoden (*Asterochiridae*), der wahrscheinlich commensal auf *Astroboa* lebt.

Die Garnele *Periclimenes perryae* (CHACE) hält sich zwischen den Armen von *Astrophyton* auf. Sie ist farblich *Astrophyton* angepaßt. Es ist deshalb unwahrscheinlich, daß die farblich getarnte Garnele, deren nahe Verwandte als Putzergarnelen bekannt sind (LIMBAUGH, PETERSON u. CHACE 1960), das Gorgonenhaupt als Putzerstation benutzen, wie es von einigen amerikanischen Biologen (mdl. Mitteilung) vermutet wird. Ein Putzer signalisiert zweckmäßig einen "Kunden" mit auffälligen optischen Signalen. Bei einer Farbadaptation an seinen belebten oder unbelebten Standort würde er von den "Putzkunden" nicht gesehen werden.

Eine weitere, auf *Astrophyton* lebende Garnele ist die als "Knallgarnele" bekannte *Synalpheus*. *Synalpheus* hält sich ebenfalls zwischen den gefächerten Armen auf und ist farblich dem Wirt angepaßt.

Auf den Körperscheiben von *Astrophyton* habe ich zahlreiche Amphipoden und den Isopoden *Dynamenella spec.* gefunden. BOWMAN (briefl. Mitteilung) vermutet, daß diese *Dynamenella*-Art noch unbekannt ist.

Gleichfalls auf der Körperscheibe von *Astrophyton* fand ich zwei Ophiuren der Gattung *Ophiophragmus*, die aber wahrscheinlich zufällig auf das Gorgonenhaupt geraten waren.

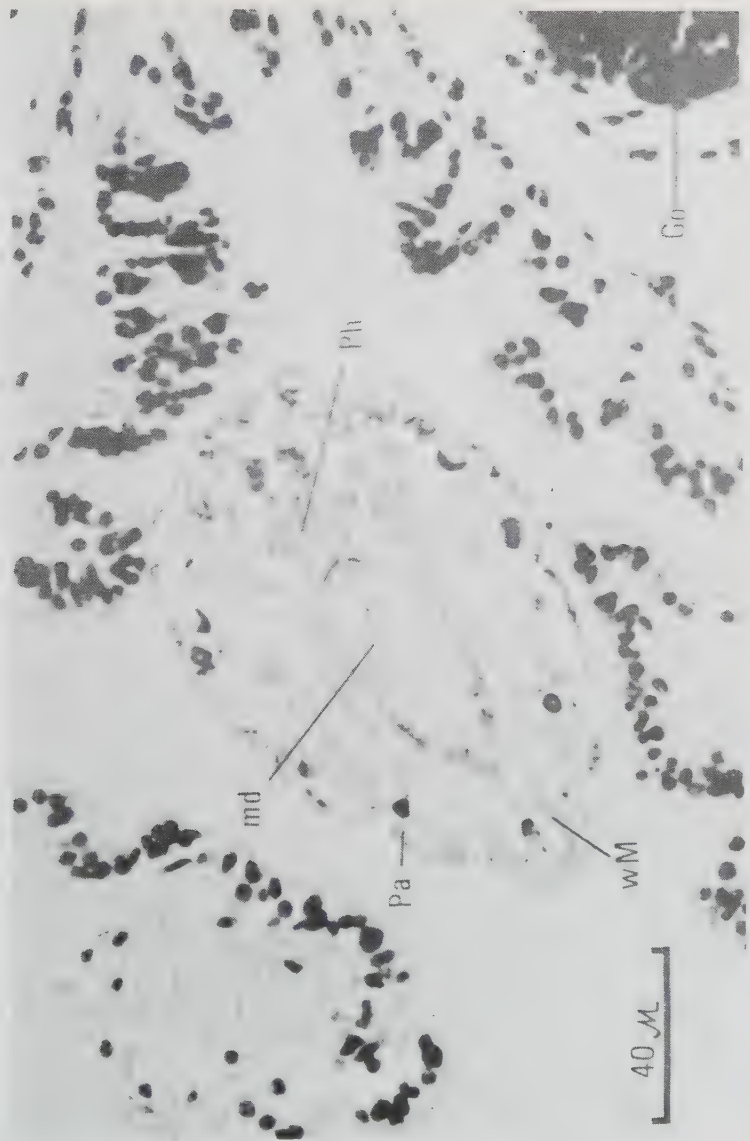


Abb. 8

Der entoparasitische Myzostomide *Protomyzostomum spec.*
in der Bursa von *Astrophyton*

Go = Gonade; md = Mitteldarm; Pa = Parapodium;
Ph = Pharynx; wM = waagerechter Muskel



Abb. 9

Der Kardinalfisch *Apogon erdmanii* zwischen den gefächerten Armen von *Astroboa*. Der Kardinalfisch folgt beim Einrollen der Arme den sich spiralig krümmenden Armen (s.a. Abb. 4)

1.3 Parökie

Während der nächtlichen Aktivitätsperiode konnte ich auf *Astroboa* regelmäßig den Kardinalfisch *Apogon erdmanii* beobachten (Abb. 9), der sich zwischen den gefächerten Armen aufhielt und an den Armsträngen fraß. Gleiche Beobachtungen machten DAVIS u. STARCK (1966) an *Astrophyton*, wo der Kardinalfisch *Apogon conklinii* von den Fangarmen eingefangene Planktonten abfraß.

Apogon erdmanii flüchtet nachts im freien Wasser beim Anleuchten mit einer Unterwasserlampe panikartig in alle Richtungen. Hält er sich jedoch zwischen den Armen einer *Astroboa* auf, verbleibt er ruhig am Ort und folgt sogar den Bewegungen der sich bei fort-dauernder Belichtung spiralig einkrümmenden Arme. *Apogon* sucht nur nachts das Gorgonenhaupt auf, zwischen dessen Armen der Fisch offensichtlich Schutz findet. Für ihn ist das Gorgonenhaupt ein Hartbodenstrukturteil, ähnlich wie es MAGNUS (1964 a) durch Attrappenversuche für den Stachelwald des Seeigels *Diadema* nachweisen konnte; dieser Seeigel ist für die Fische der Gattungen *Apogon*, *Archamia*, *Paramia* und *Cheilodipterus* eine Warte und bietet gleichzeitig Schutz.

Daß zwischen Fisch und Gorgonenhaupt eine Beziehung in Form einer Habitaterweiterung für den Fisch besteht, ließ sich durch einen Versuch zeigen.

In einem weiß getünchten Becken hielt ich ohne jeglichen Untergrund einige atlantische Feilenfische (*Alutera*) zusammen mit zwei *Astrophyton*-Individuen. Die Fische hatten keine Möglichkeit, sich irgendwo zu verbergen und suchten deshalb sofort die beiden Gorgonenhäupter auf, in deren Nähe sie fortan verblieben. Die Feilenfische säuberten *Astrophyton* von moribundem Gewebe (Verletzungen beim Fang und Transport) und sammelten Amphipoden von der Körperscheibe ab.

Trotz dieser wechselseitigen Beziehung - der Fisch sucht während der Nacht nach einem schutz- und deckungsbietenden Untergrund und

putzt das Gorgonenhaupt - will ich nicht von einem kommensalen Zusammenleben sprechen. Im Freiland wird Astroboa von Fischen nur temporär besucht, weil das Gorgonenhaupt nachts ein willkommener, gefahrloser Untergrund ist. Die Feilenfische wählten in meinem Aquarium deshalb Astrophyton aus, weil kein anderes schutzbietendes Substrat vorhanden war. Ebenso wäre jeder tote Untergrund in Form einer Attrappe angenommen worden.

Die Putztätigkeit ist nicht zu hoch zu werten, da alle substratgebundenen Fische den größten Teil ihrer Aktivität mit Verhaltensweisen des Nahrungserwerbes "spielerisch" beschäftigt sind, wie MYRBERG (unveröffentlicht) durch Freiland- und Aquarienbeobachtungen an Pomacentriden zeigt.

Ich bezeichne diese interspezifische Beziehung nach der Definition von SCHWERDTFEGER (1963) als Parökie, die vorliegt, wenn ein Tier zeitweilig die Nachbarschaft eines oder mehrerer anderer Tiere aufsucht, "die ihm aufgrund ihres Verhaltens oder spezifischer Einrichtungen Schutz gegen Feinde zu gewähren vermögen".

1.4 Phoresie

In einer früheren Mitteilung (FRICKE 1966 c) deutete ich ein auf der Aboralseite von Astroboa gefundenes Individuum mit drei Armverzweigungen, das einen proximal gebogenen Stiel aufwies, als Zwergmännchen von Astroboa. Denn durch die merkwürdige 180 Grad Drehung der Oralseite - in diesem Fall der Körperoberfläche von Astroboa - entstand der Anschein einer ophiuroidenhaften Organisation und in der Auszweigung der Arme konnte man euryalenhafte Züge sehen. Ich wies jedoch daraufhin, daß für weitere Aussagen die Entdeckung neuen Materials abzuwarten bleibt. Schon damals vermutete ich zunächst in dem Individuum einen Crinoiden, wofür die großen Nahrungstransporttrinnen auf den Armen sprachen, konnte mir aber nicht die Drehung der Oralseite zum Substrat erklären. Die frühere Deutung ist falsch. In der Zwischenzeit wurden in der Astroboa-Kolonie von Disched El Dabba weitere Exemplare gefunden, die meinen schon damals gehegten Verdacht

bestätigen. Ich identifizierte die neuen Funde eindeutig als frühe Entwicklungsstadien eines comatuliden Crinoiden, wahrscheinlich des dort häufig vorkommenden Federsterns *Heterometra savigny*.

Bei einem neuen Exemplar ist bereits der Stiel reduziert und auf der Aboralseite sind Cirren gebildet, mit denen sich das adulte Tier später am Substrat festkrallt. Die Cirren liegen in kleinen Gruben an der Armbasis und sind dem freien Wasser zugekehrt. Diese Merkwürdigkeit hebe ich hervor, weil die Anlagen der Lokomotion auf dem "Rücken" entstehen, was gleichzeitig bedeutet, daß der junge Crinoide beim Übergang zum freibeweglichen Tier nochmals eine Drehung ausführt. Das Gorgonenhaupt spielt also offenbar in dieser *Heterometra*-Population eine bestimmte Rolle in der postlarvalen Entwicklung des Crinoiden. Die Jungtiere sitzen mit dem Stiel fest auf der Aboralseite von *Astroboa*, die während des Filtrierens der Strömung zugekehrt ist. Die merkwürdige Drehung der Körperscheibe im sessilen Stadium ist funktionell nur so zu erklären, daß die jungen Crinoiden, die Oralseite mit den Nahrungstransporttrinnen strömungsabgewandt richten, d.h. der Aboralseite von *Astroboa* zugekehrt, um die Ambulacralrinnen im schützenden Strömungsschatten zu halten.

MAGNUS (1963 a, 1964 b) entdeckte bei diesen adulten Crinoiden Strömungsfiltrieren mit Zuwendung der Aboralseite zur Strömungsrichtung. Die neuen Befunde sind also eine Bekräftigung der MAGNUSschen Beobachtungen und zeigen, daß diese comatuliden Crinoiden bereits im sessilen Stadium mit der für die adulten Tiere typischen Form des Nahrungserwerbes durch Strömungsfiltrieren beginnen.

Welche Bedeutung hat das Gorgonenhaupt für den Crinoiden? Der junge, noch sessile Crinoide ist durch seine Ortsgebundenheit von der vorhandenen Strömung abhängig, die die Nahrung herbeischafft. Das Jungtier benutzt deshalb das Gorgonenhaupt als Transportmittel, um sich zu einem geeigneten Filtrierplatz tragen zu lassen. Die Entwicklung dieses spezialisierten Verhaltens war nur möglich, weil die nächtliche Aktivitätsperiode und die Art des Nahrungserwerbes bei Wirt und Gast übereinstimmen. Auch adulte Crinoiden, obwohl

freibeweglich, lassen sich gelegentlich transportieren. Eine Heterometra saß regelmäßig auf der aboralen Körperscheibe von Astroboa um hier einen Filtrationsfächer zu bilden.

In der Disched El Dabba Kolonie waren die strömungsgünstigen Orte durch die mächtigen Filtrationsschirme der Gorgonenhäupter dicht besetzt. Der Crinoide erstieg deshalb Astroboa dann, wenn sie zu ihrem festen Filtrationsort wanderten. Es entfaltete seine Armfächer, die in einer Ebene senkrecht zur Strömung standen, ohne daß seine Arme den Filtrierschirm von Astroboa berührten.

Der junge Crinoide durchläuft auf dem Gorgonenhaupt ein wichtiges Entwicklungsstadium: Vom sessilen zum vagilen Tier, das später wegen Reduktion des Stieles und wegen Ausbildung lokomotorischer Cirren nicht mehr ortsgebunden ist. Ich deute diese Beobachtungen als Phoresie. Das Gorgonenhaupt wird als Transportmittel benutzt. Die Gegenwart des Crinoiden schädigt Astroboa nicht.

2. Intraspezifische Beziehungen

2.1. Parasitismus junger Tiere an erwachsenen

FEDOTOV (1931) beschrieb einen innerartlichen Parasitismus junger Gorgonocephalus eucnemis und G. arcticus an erwachsenen Individuen. Mehrere kleine Tiere leben in oder auf der Körperscheibe alter Tiere, die ihnen als "Ammen" dienen. Das Zusammenleben kann in Parasitismus übergehen.

Das "Ammenverhältnis" wurde von FEDOTOV (1924) erstmals beschrieben und in einen Zusammenhang mit der postlarvalen Entwicklung gebracht. Jungtiere leben halbparasitisch bis zu einer bestimmten Körpergröße in den Polypen der Alcyonarie Gersemia und verlassen dann die Korallen, um auf adulte Tiere ihrer Art überzusiedeln. FEDOTOV schreibt:

"In dem sie (die Jungtiere, Anm.) sich auf den Scheiben größerer Individuen festhalten, können die jungen Individuen diejenige Beute ausnützen, welche die älteren - ihre Ammen - fangen."

Näher hat er das Verhältnis nicht definiert. Es ist in der Tat kaum vorstellbar, daß alte Gorgonenhäupter die Jungtiere füttern, wie es



Abb. 10 a

Frühes Entwicklungsstadium eines comatuliden Crinoiden (wahrscheinlich *Heterometra*), das mit dem Stiel auf der Aboralseite von *Astroboa* fest sitzt. Rechts der auf dem Crinoiden ektoparasitisch lebende Myzostomide *Pulvinomyzostomum*

A = Ambulacralrinne; S = Stiel (proximal um 180° gebogen)



Abb. 10 b

Gemeinsame Filtrationsschirme zwischen einer Astroboa und dem Crinoiden Heterometra. Rechts oben im Bild (Pfeil) sind die Arme beider Tiere ineinander verwickelt, was häufig vor "Territorialkämpfen" zu beobachten ist

bei einem Ammenverhältnis der Fall sein müßte. Der Ausdruck ist unglücklich gewählt; es handelt sich, wenn FEDOTOV's Vermutung richtig ist, um Kommensalismus. Das Verhältnis kann in einen innerartlichen Parasitismus übergehen, in dem die Jungtiere den alten erhebliche Schädigungen zufügen.

Ich bin geneigt, die Ansiedlung von Jungtieren auf adulten Vertretern ihrer Art zunächst ebenfalls als Phoresie-Verhältnis zu deuten. Auch FEDOTOV (1924) weist schon daraufhin, daß die jungen Individuen durch die Ansiedlung auf adulten Tieren einmal Schutz erhalten und "die Möglichkeit des bequemerem und schnelleren Ortswechsels". Wahrscheinlich sind es die Bedingungen des Nahrungsmangels, die in der freien Natur jenes innerartliche Phoresieverhalten in das andere eines innerartlichen Parasitismus übergehen lassen. Sowohl DAVIS (1966) als auch ich selbst haben derartige Ansiedlungen junger Gorgonenhäupter auf erwachsenen Individuen in den von uns beobachteten Populationen weder bei *Astrophyton* noch bei *Astroboa* als Regelfall beobachten können, obwohl junge und alte Tiere nebeneinander vorkamen. DAVIS schreibt hierzu:

"No such associations of young with alcyonarians or with the adults were observed in *Astrophyton muricatum*. Should the young individuals behave according to these statements (statements of FEDOTOV, Anm.), it would be a simple matter for them to find adult basketstars in this situation".

In einem späteren Kapitel werde ich das Vorkommen einzelner Jungtiere auf der Aboralseite von Weibchen (Abb. 1, 25) beschreiben, das meiner Deutung nach nichts mit dem hier in Rede stehenden Verhalten zu tun hat. Jungtiere betätigen sich bereits sehr frühzeitig als Filtrierer. DAVIS sah bei *Astrophyton* ein Exemplar von 2 mm Ksd, das seine 25 mm langen Arme mit nur drei Verzweigungen in die Strömung hielt. Wahrscheinlich sind die Jungtiere gleichzeitig auch Substratweider, solange ihr Filtrationsapparat ihnen keinen ausreichenden Nahrungserwerb bietet.

Die nördlichen Arten, deren Ansiedlung auf "reinen Klippen" FEDOTOV (1924) hervorhebt, haben wahrscheinlich auf diesen kargen Böden für ihre Jungtiere kaum ausreichende Möglichkeiten für "weidenden" Nahrungserwerb. Es könnte also sein, daß die Jungtiere der nördlichen Arten in diesen Zusammenhängen jenes Phoresie-Verhalten entwickelt haben. Die Jungtiere ersteigen erwachsene und werden durch sie zu geeigneten beströmten Standorten transportiert, wo sie filtrieren können. Durch die geringe Filtrierfläche werden die Jungtiere bei nicht ausreichender Planktonversorgung sehr schnell Nahrungsmangel erleiden, was z.B. bei Verlagerung oder durch das Ausbleiben einer Strömung leicht denkbar wäre. Sie beginnen unter diesen Bedingungen an ihrem lebenden Substrat zu fressen.

FEDOTOV will eine Erklärung der ganzen Erscheinung in der Phylogenie sehen und denkt, daß "die Ahnenformen von Gorgonocephalus ursprünglich vivipar gewesen sind" und daß das Verhalten der Jungtiere eine "Erinnerung an die Instinkte der viviparen Vorfahren" sei. FEDOTOV meint also, daß hier ein Verhaltensrudiment vorliegen könnte. Wie ich später noch ausführen werde, sehe ich die Viviparität unter Ophiuroideen als ein sehr abgeleitetes Merkmal an, so daß ich die Deutung eines angeborenen, ursprünglichen Verhaltens in jedem Fall für ausgeschlossen halte. FEDOTOV ist sich selbst der Schlußfolgerungen aus seinen Beobachtungen nicht ganz sicher, denn er schreibt, daß es ihm "nicht ermöglicht gewesen sei, Versuche und direkte Beobachtungen zwecks genauer Festlegung der ... Erscheinungen sowie zwecks Nachprüfung der Schlußfolgerungen anzustellen".

Der innerartliche Parasitismus ist ein anormales Verhalten, wie ich im Folgenden zeigen werde. Ich habe den innerartlichen Parasitismus bei *Astrophyton* im Aquarium beobachten können. In einem Becken hielt ich neuen Tiere zwischen 16-22 mm Ksd. Nach kurzer Zeit kletterten die kleinen Tiere (6-12 mm Ksd) auf die Körperscheibe und die Arme von zwei großen Weibchen. Sie drangen mit ihren Armen in die Bursen der Weibchen ein, zerstörten die Bursenspalten, die weit aufrissen und sich nicht mehr schließen konnten. Der Einblick in die Leibes-

höhle war möglich, wo die großen Eilager sichtbar wurden. Die Jungtiere fraßen aktiv an den Gonaden. Die Weibchen wurden von innen vollständig ausgeräumt. Das Verhalten habe ich später im Aquarium bei allen Jungtieren beobachtet. Sie können mit ihren Armen gleichzeitig in die Bursen mehrerer anderer Tiere eindringen. Bei Bewegung der Einzeltiere treten erhebliche Zugkräfte auf, die zum Zerreißen der zarten Bursenwände und der inneren Organe führen. Der Parasitismus kann sich im Aquarium über einige Wochen erstrecken und endet immer mit dem Tod des erwachsenen Tieres. Dies Verhalten tritt bei Astrophyton unter bestimmten anomalen oder wechselnden Milieubedingungen auf, z.B. bei unzureichender Sauerstoffversorgung, Salinitäts- und Temperaturwechsel, Gewöhnung an Ersatzfutter oder durch das Fehlen einer gleichmäßigen Strömung. In stehendem Wasser gehaltene Tiere sterben bald. Die Nahrung wird nach längerer Gefangenschaftshaltung wohl von den Armen festgehalten, aber schon nach kurzer Zeit wieder fallengelassen. Die genannten Bedingungen sind Gefangenschaftsartefakte. Die besten Haltungserfolge mit Gorgonenhäuptern konnte LORENZ (mdl. Mitteilung) erzielen, der in einem sich selbst überlassenen, im biologischen Gleichgewicht befindlichen Becken, wo auch die Brandungswellenströmung des Korellriffes künstlich nachgeahmt wurde, Gorgonenhäupter fast ein Jahr lang am Leben hielt.

Ich halte es für möglich, daß der innerartliche Parasitismus auch an Astrophyton und Astroboa im Freiland auftreten kann. TSURNAMAL u. MARDER sammelten elf Astroboa Exemplare, von denen drei vernarbte Radialschilder hatten. In der Tortugas Population fand ich bei Astrophyton viele Exemplare, denen oft ein ganzer Interradialraum fehlte (Abb. 11). Auch in der Tampa Bay gesammelte Exemplare zeigten vernarbte Verletzungen. Bei Armverlust können neue Arme regeneriert werden (Abb. 11). Weder bei Astrophyton noch bei Astroboa habe ich im Freiland Feinde beobachtet, die derartig große Verletzungen hätten hervorrufen können. Ich nehme daher an, daß der innerartliche Parasitismus auch bei tropischen und subtropischen Arten unter extremen Bedingungen auftreten kann, wofür die Aquarienbeobachtungen und die gesammelten, verletzten Tiere Hinweise geben.

2.2 Autophagie

Erwachsene Tiere, die untereinander nicht parasitieren, neigen unter den vorhin angeführten Bedingungen zu einem Verhalten, das bei anderen Tieren in der Literatur bisher als Autophagie beschrieben wurde. Große Weibchen von *Astrophyton* autotomieren ihre Arme oder fressen sie selbst ab und öffnen mit den intakten Armen aboral ihre eigene Körperscheibe (Abb. 12). Sie können mit den Armen in ihre eigenen Bursen eindringen und sich von innen völlig aushöhlen. Die Arme zerstören die Darmmesenterien und tragen die Oocyten von den Gonaden ab. Die Oocyten werden von den Armendigungen umschlungen, nach außen transportiert und dort in den meisten Fällen wieder fallengelassen. Der Kieferapparat ist dabei weit geöffnet. Die Radialschilder brechen meist bis auf kurze Stümpfe ab (Abb. 12). Bei einem Tier existierten nur noch drei Interradialräume und der Blick durch die Bursenöffnungen nach außen war möglich. Trotzdem führte das Tier Atembewegungen aus (Film). Die eigentliche Bursa war nicht mehr vorhanden. Das Fressen endet immer mit dem Tod. Oft werden Interradialräume mit Hauptarmen abgestoßen, ohne daß vorher die Organteile angefressen sind. Abgestoßene Arme lebten bis zu 28 Tage weiter. Sie wurden nach dieser Zeit aus dem Aquarium entfernt, obwohl sie noch lebten.

Im Tierreich tritt Vergleichbares nur selten auf. Am bekanntesten sind wohl die in der Literatur als "Gefangenschaftsmanie" beschriebene Selbstverstümmelungen von Octopoden. Im Berliner Aquarium laichte 1965 ein großer weiblicher Octopus ab und begann danach, seine Arme bis auf kurze Stümpfe abzufressen (SCHROEDER mdl. Mitteilung). Auch LO BIANCO beobachtete ähnliche Erscheinungen. Ein weiteres bekanntes Beispiel ist das Abfressen von Fangbeinen bei in Gefangenschaft gehaltenen Mantiden.

Für die Auslösung des Verhaltens kommen bei *Astrophyton* wechselnde Milieubedingungen infrage. Derartige Erscheinungen treten deshalb gerade in Gefangenschaft besonders leicht auf.



Abb. 11

Erwachsenes Exemplar von *Astrophyton* mit Sackens
dem Interradialraum. Am Kieferapparat wächst ein
neuer Arm heraus. Die erste Armverzweigung beginnt
schon innerhalb der Körperscheibe

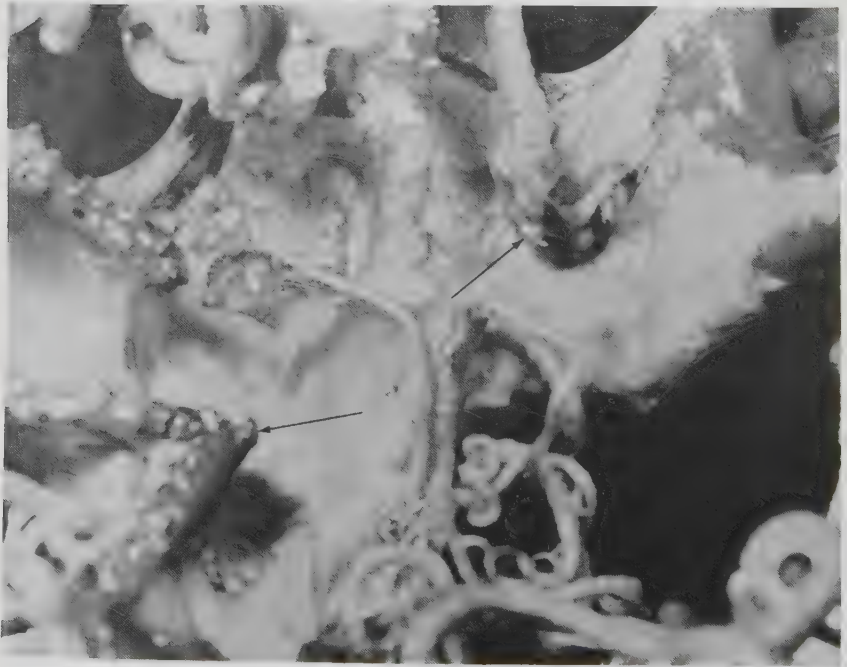


Abb. 12

Blick in die geöffnete Körperhöhle eines sich selbst auffressenden Weibchens von *Astrophyton*. Unterhalb der abgebrochenen Radialschilder (Pfeil) sind die großen Eilager sichtbar

Bei zwei *Astrophyton*-Individuen habe ich zufällig einige Tage vor Beginn der Autophagie den durch die Körperoberfläche abgegebenen Harnstoff und Ammoniak bestimmt. Die gemessenen Werte lagen um ein Drittel niedriger als bei gesunden Tieren gleichen Körpergewichtes. Sicher wird das Fressen bei Beginn einer Stoffwechselvergiftung ausgelöst. Autophagie beginnt bei Kraken besonders leicht bei Vorhandensein bereits moribunden Gewebes; bei *Astrophyton* meist an verletzten Bursenspalträndern oder bei Verletzungen, die bei unsachgemäßer Behandlung der Tiere entstanden. Es ist merkwürdig, daß die Arme immer sofort zu den Gonaden vordringen. Bei einem gesunden Tier habe ich absichtlich die Bursenränder verletzt, konnte aber keine Autophagie auslösen.

Die Autophagie bei Gorgonenhäuptern ist - wie der innerartliche Parasitismus junger Tiere an erwachsenen - ein anormales Verhalten und wird bei physiologischen Störungen ausgelöst. Es ist möglich, daß Autophagie auch im Freiland auftritt.

V. Nahrungsfangverhalten

1. Nahrung

Die nachtaktiven Gorgonenhäupter fangen nur Zooplankton. Zu verschiedenen Tageszeiten gesammelte Tiere von *Astrophyton* enthielten im Darm eine olivgrüne, zähflüssige Paste, die nicht weiter untersucht werden konnte, da die Verdauung zu weit fortgeschritten war. DAVIS konservierte deshalb *Astrophyton* nachts und konnte über 150 Tierfragmente aus dem Darm isolieren: 95 % Clupeus- und Stomatopodenlarven zwischen 10-30 mm Größe, daneben Chaetognathen, Copepoden, Polychaeten und kleine Garnelen. Ich fand im Darm von *Astroboa* nur Copepoden, TSURNAMAL u. MARDER außerdem Mysidaceen, Polychaeten, Stomatopoden- und Decapodenlarven, Chaetognathen sowie Siphonophorenfragmente und sogar Tanaidaceen, die nur am Boden leben. Dieser Fund hat für den Nahrungserwerb Bedeutung und wird später erörtert.

In Gefangenschaft fraß Astrophyton Planktonproben aller Zusammensetzungen und nahm Chaetognathen bis 15 mm Länge. Das im Golf von Mexiko gefangene Plankton bestand zum größten Teil aus Chaetognathen und Fischlarven, die ich nicht weiter identifizieren konnte. Astrophyton gewöhnt sich in Gefangenschaft schnell an Ersatzfutter und nimmt gerne kleingeschnittenes Fleisch von Muscheln, Garnelen und Fischen (Meeräschen, Haie und Rochen) an. DAVIS verfütterte lebende Gambusia bis 50 mm Länge. Im Freiland fand ich jedoch keinen Hinweis, daß Astrophyton oder Astroboa kleine Fische mit den Armen fangen und fressen.

2. Nahrungserwerb

Den typischen Ophiuren stehen mehrere Möglichkeiten des Nahrungserwerbes offen. Sie können Substratweider oder Filtrierer sein, wobei das Filtrieren planktonischer Nahrung wegen der geringen Filtrierfläche nur von sekundärer Bedeutung ist (CZIHAK 1959, MAGNUS 1964 b, RIEDL 1956, RHOUSHDY u. HANSON 1960). Als weitere, sehr spezialisierte Methode beschrieb MAGNUS (1963 b, 1965), wie Ophiocoma scolopendrina im Roten Meer in trockenfallenden Gezeitentümpeln beim Einsetzen der Flut einen dünnen Staubfilm aus trockenem Bodenmaterial absammelt, der durch das auflaufende Wasser vom Grund abgehoben wird. Ophiocoma legt dazu die orale Armseite von unten her an die Wasseroberfläche und führt mit den Armen pendelnde Bewegungen aus. Der Staubfilm wird zwischen die Arme gebracht, mit den Ambulacralfüßen festgehalten und zum Mund transportiert. Dieses Verfahren wenden auch Gorgonenhäupter unter besonderen Bedingungen an.

Bei Gorgonenhäuptern konnte ich im Freiland und im Aquarium drei Arten des Nahrungserwerbes beobachten.

2.1 Passives Strömungsfiltrieren

Die Größe der vielfach verzweigten Arme der Gorgonenhäupter legte - noch bevor die Tiere lebend beobachtet worden waren - den Schluß nahe, daß sie mit den Armen Plankton einfangen. Die erste Vermutung

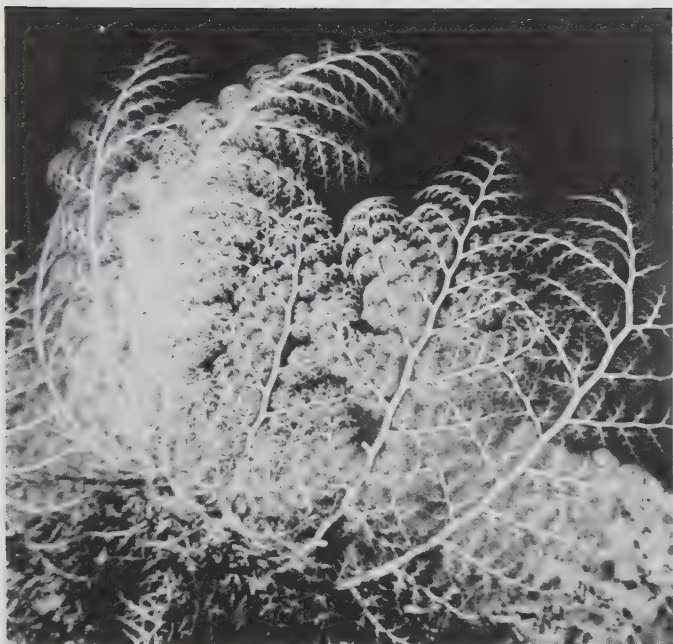


Abb. 13

Voller Filtrationsschirm von *Astroboa*. Die Strömung kommt aus dem Bildhintergrund. Die Öffnung des Schirmes ist der Strömung zugewandt. Beim zweiten Arm von rechts fehlt ein Seitenzweig, der zur Markierung entfernt wurde.



Abb. 14

Ausschnitt aus dem Armfächer von *Astroboa*. Die Knoten im Armfächer (s. umrandetes Kästchen) sind eingefangene Planktonten, die von den Armenden eingeknüllt werden

in dieser Richtung äußerte FEDOTOV (1924):

"Man könnte denken, daß das Plankton, welches von der Strömung an den von den Gorgonocephalen dicht bewohnten Klippen vorbeigetragen wird, in den von den Strahlen einer Menge Individuen gebildeten Verschlängen steckenbleibt".

Erst in jüngster Zeit haben unabhängig voneinander DAVIS (1966), FRICKE (1966 b,c) und TSURNAMAL u. MARDER (1966) durch Freilandbeobachtungen diese Fangweise genauer beschrieben.

Nach Aquarienbeobachtungen nahm man früher an, daß Gorgonenhäupter in Rücklage ihre gefächerten Arme korbartig nach oben halten und das herabsinkende Plankton auffangen - daher die englische Bezeichnung "basketstar". Das durch Sedimentation herabsinkende Plankton würde aber sicherlich den Nahrungsbedarf dieser verhältnismäßig grossen Tiere nicht decken können. Es muß eine wirksamere Fangweise vorhanden sein.

1964 fiel mir bei nächtlichen Beobachtungen im Korallenriff die merkwürdige, parabolspiegelartige Stellung der Arme von Astroboa auf, die zu einem breiten Filtrierschirm in einer Fläche ausgestreckt waren (Abb. 13). Die Tiere lagen nicht auf dem Rücken, wie es für einige typische Ophiuren von VEVERS (1952), CZIHAK (1959) u.a. beschrieben wurde. Bei einigen besonders erhöht sitzenden Tieren standen farnartige Armfächer fast senkrecht zur Wasserströmung, wobei also die aborale Armseite der Strömung zugekehrt war. Die Armfächer wurden nicht bewegt und standen starr in der Strömung, was auf einen passiven Filtrationsvorgang schließen ließ.

TSURNAMAL u. MARDER wollen eine orale Zuwendung der Arme zur Strömung gesehen haben, was sicher falsch ist. Diese Stellung wäre strömungstechnisch unvorteilhaft, weil das Tier bei oraler Zuwendung viel leichter bei der verhältnismäßig starken Strömung am Standort durch die große Filtrationsfläche des Schirmes vom Substrat abgelöst werden könnte. Bei Zuwendung der Rückenseite kann das Tier nur zu Boden gedrückt werden. Außerdem sind Fanghäkchen als Hilfseinrichtung für den Nahrungsfang nur auf der Aboralseite vorhanden.

Eine aborale Zuwendung der Arme sah auch MAGNUS (1963 a, 1964 b) an dem strömungsfiltrierenden Crinoiden *Heterometra savigny*. Bei *Heterometra* müssen die auf der Oralseite gelegenen, cilienbesetzten Nahrungstransporttrinnen im Strömungsschatten liegen, da sonst die Nah-

nung herausgespült werden kann.

Bei einem mittelgroßen Gorgonenhaupt von $0,75 \text{ m}^2$ Filtrationsfläche passieren während einer achtestündigen Aktivität und einer mittleren Strömungsgeschwindigkeit von 4 cm/sec etwa 860 m^3 Wasser den Schirm und tragen genügend Nahrung heran. Es ist verwunderlich, daß trotz der großen Lücken zwischen den einzelnen Armverzweigungen doch noch genügend Planktonten eingefangen werden (Abb. 14). Das Filtrationsnetz sieht wie ein starres Gebilde aus, daß passiv in die Strömung gehalten wird. Aquarienbeobachtungen an Astrophyton zeigten aber, daß die peitschenartigen Armendigungen bei dieser Art Suchbewegungen ausführen und so die Zwischenräume überlappen. Die Armenden sind im Gegensatz zu anderen Gorgonenhäuptern dünn (120μ) und sehr beweglich. Die Suchbewegungen ließen sich gut verfolgen, wenn lebende Chaetognathen ins Wasser gegeben wurden. Berührte das Opfer die Arme, schnellten blitzartig die Endverzweigungen um den Körper herum. Die Armendigungen führen aktive Fangbewegungen aus, obwohl der Armfächer passiv ins Wasser gehalten wird.

2.2 Substratweiden

Im Aquarium tastet Astrophyton mit den Armen den Boden nach angesammelten Geschwebe ab. Freßbare Partikel werden mit den Endverzweigungen umschlungen. Diese Beobachtung gab den Hinweis, daß Gorgonenhäupter zum Abweiden des besiedelten Substrates fähig sind. TSURNAMAL u. MARDER fanden im Darm von Astroboa Tanaidaceen, die nicht planktonisch vorkommen und schließen daraus, daß Astroboa die Substratoberfläche absammelt. GISLEN (in HYMAN 1955) wies im Darm von Asteronyx Coelenteratenpolypen nach, die abgefressen worden sind. Die Farbanpassung von Astrophyton an die jeweils besiedelte Koralle ist sicher nahrungsabhängig, was aktives Fressen vom Substrat voraussetzt (vergl. vorne).

2.3 Abfiltrieren der Wasseroberfläche

Das für Ophiocoma scolopendrina beschriebene Verhalten kommt bei vielen Echinodermen vor, obwohl es ursprünglich nicht im Dienst des

Nahrungserwerbes steht. Im Aquarium gehaltene Seeigel, Seesterne und Seewalzen legten sich mit der Oralseite von unten her an die Wasseroberfläche. Die Podien führten pendelnde Bewegungen aus. Das Verhalten hat sicher primär respiratorische Funktion.

Astrophyton legte den ruhig gehaltenen Arm in der Nähe des Abflußrohres des Aquariums mit der Oralseite von unten an die Wasseroberfläche. Auf die Oberfläche gegebenes Futter fingen die Armverzweigungen ein, die die Nahrung am ersten berührten. Astrophyton filtert die langsam fließende Wasseroberfläche ab (Film). Dieses Verhalten setzt nichtwellenbewegtes Wasser voraus, wie es im natürlichen Lebensraum von Astrophyton nicht vorkommt. Die Gezeitentümpel von *Ophiocoma* dagegen liegen windgeschützt. Das Verhalten hat sich wahrscheinlich entwickelt, nachdem zuerst die Arme mit den Podien zum Atmen aus den sauerstoffarmen, sehr warmen Gezeitentümpeln zur Oberfläche gestreckt wurden. *Ophiocoma* konnte so die nur von wenigen Tieren besiedelte ökologische Nische der trockenfallenden Gezeitentümpel erobern.

Das Filtrieren von Nahrung aus einer vorhandenen Strömung ist auch unter typischen Ophiuren verbreitet, tritt jedoch nicht bei allen Arten auf. Ich beobachtete im Aquarium von St. Malo in Frankreich *Ophiothrix fragilis*, die die Oralseite der Strömung zuwendeten, Sie filterten nur kurzzeitig. Unterwasseraufnahmen von Ophiurenböden zeigten Filtrierstellungen einzelner Arme, wobei die Tiere auf dem Rücken lagen (u.a. VEVERS 1952, CZIHAK 1959). Die Ambulacralfüße mit den Klebdrüsen halten die Nahrung fest (SMITH 1937, MAGNUS 1962-64). KAESTNER (1963) sieht die primäre Bedeutung der Metacoelentakeln im Nahrungsfang. Die MAGNUSschen Beobachtungen an Crinoiden und Ophiuroideen bestätigen das. Ein für Ophiuroideen ursprüngliches Verhalten scheint demnach das Abweiden des Substrates und das Filtrieren mit der Oralseite sowie der Nahrungstransport mit Ambulacralfüßen zu sein, wie es MAGNUS in seinem Film von *Ophiocoma* sehr gut zeigt (1965). Das Nahrungsfangverhalten der Gorgonenhäupter ist dagegen hoch spezialisiert. Die Ambulacralfüße haben nach meinen Beobachtungen keine direkte Funktion beim Nahrungsfang- und transport. Dafür treten besonders entwickelte Fangvorrichtungen auf. Die Spe-

zialisierung der Arme in Lokomotions- und Fangarme und der beschriebene Nahrungstransport sind ein Neuerwerb innerhalb der Ophiuroideen, der nur bei den Gorgonocephaliden vorkommt.

In der Ontogenie der Gorgonenhäupter tritt ein Ophiurenstadium auf, in dem sich die Jungtiere als Substratweider betätigen (FEDOTOV 1924). Auch im Freßverhalten ist also eine Übereinstimmung der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung vorhanden, wie es DÖDERLEIN (1912) und FEDOTOV (1924, 1926) für viele morphologischen Merkmale zeigten. Das hochspezialisierte Strömungsfiltrieren mit der Aboral-seite der Arme, für alle adulten Tiere typisch, wird erst bei Beginn der Armverzweigungen nach Durchlaufen des Ophiurenstadiums entwickelt. Der Nahrungserwerb durch Substratweiden tritt aber trotzdem noch gelegentlich bei adulten Tieren auf. Der Nahrungstransport ist jedoch für Gorgonenhäupter typisch. Das Abfiltrieren der langsam fließenden Wasseroberfläche als modifiziertes Strömungsfiltrieren ist ein Gefangenschaftsartefakt und im Freiland nicht von Bedeutung.

3. Hilfseinrichtungen zum Nahrungsfang

Daß gefangene Beute von den Armendigungen sofort festgehalten und zu einem Knäul eingerollt wird (Abb. 4, 14), ließ besondere Fangvorrichtungen an den distalen Armen erwarten. DÖDERLEIN (1912), FEDOTOV (1926), TSURNAMAL u. MARDER vermuteten eine dafür funktionelle Bedeutung der auf den Armen bei Gorgonenhäuptern vorkommenden Haken. FEDOTOV spricht den Haken in Zusammenarbeit mit "klebrigen Tentakeln" eine Funktion beim Netzfang zu. Genauer wird dieser Gedanke von TSURNAMAL u. MARDER formuliert:

"It appears that the arm hooks and the transformed spines found on the curling distal parts of the branches, play an important role in the efficiency of the catching mechanism".

Ich habe die Haken bei *Astrophyton muricatum* genauer untersucht, um ihre funktionelle Bedeutung kennenzulernen.

Das Vorkommen von Haken auf den Armen hat DÖDERLEIN (1912) erstmals eingehender beschrieben. Er weist daraufhin, daß Gürtelhäkchen, die kranzartig hervorragen und ursprünglich vollständige Ringe um jedes

Armteil bilden, bei Astrophyton an den distalen, wie auf allen dickeren Armteilen fast gänzlich verschwunden seien. Aquarienbeobachtungen zeigten mir, daß gerade die distalen Armenden der Fangarme, die bei Astrophyton - wie bei keinem anderen Gorgonenhaupt - extrem dünn ($120\ \mu$) sind, tentakelartig während des Nahrungsfanges bewegt werden können. Ich habe deshalb zuerst hier nach Fangstrukturen gesucht.

Die distalen Armenden der Fangarme tragen auf den Wirbelscheiben jeweils zwei Reihen beweglicher Haken, die ich bereits weiter vorn als Fanghaken bezeichnete. Die Fanghaken bilden von DÖDERLEIN erwähnte kranzartige, vorspringende Gürtel. Sie kommen aboral vor und ziehen lateral bis zur oralen Armplatte hinunter. Einen vollständigen Ring bilden sie nicht, denn auf der oralen Armseite sind kurze, kräftige Klammerhaken vorhanden, die eine andere Funktion haben. Die Fanghaken sind sehr spitz, besitzen eine kolbenförmige Basis und liegen in Ruhestellung mit dem Schaft auf (Abb. 16, 17). Die zwei Hakenreihen eines Gürtels stehen sich mit dem "Rücken" gegenüber, d.h. sie können sich entgegengesetzt zueinander aufrichten. Sie stehen außerdem mit der Hakenreihe des Nachbargürtels auf Lücke, in deren Richtung sie bei Aktion zuschlagen (Abb. 15). Die Beute wird also zwischen den Gürteln von zwei Seiten festgehalten. Daß die Fanghaken im Dienst des Nahrungsfanges stehen, beweist ihr Vorkommen auf der Aboralseite der Arme, die während des Filtrierens der Strömung zugewandt wird. Die nur auf der oralen Armseite vorkommenden Klammerhaken werden nach meinen Beobachtungen als Substratwiderlager bei der Lokomotion benutzt. Es ist also eine deutliche funktionelle Zweiteilung der Haken vorhanden. Als nächstes wurde daher eine Untersuchung erforderlich, wie die Haken auf den Armen verteilt sind.

3.1. Verbreitung der Haken auf den Armen

3.1.1 auf den Lokomotionsarmen

Auf den Lokomotionsarmen fehlen die Fanghaken aboral völlig. Die Klammerhaken treten lateral an der oralen Armseite auf. Sie kommen in Dreier- bis Fünfergruppen vor, die basal miteinander verwachsen

sind. Die Hakenkrümmung weist immer proximal, wobei die Haken also nicht, wie die Fanghaken, gegeneinander versetzt stehen. In distaler Richtung sind sie gekerbt (Abb. 16). Die Basis der Klammerhaken ist von mesenchymatischen Gewebe überwachsen, in das Sklerite eingelagert sind (17 a), so daß die Hakenspitze proximal der Arme nur zu einem kleinen Teil herausragt. In distalen Abschnitten der Lokomotionsarme werden die Haken dagegen spitzer, treten mehr aus dem Gewebe hervor und sind nur lateral an den Armen zu finden. Die Stellung der Klammerhaken erklärt ihre bereits vorn erwähnte Funktion, nämlich das Festhalten am Substrat während der Lokomotion. Ihre Wirkung ist leicht zu verspüren, wenn man *Astrophyton* in die Hand nimmt.

3.1.2 auf den Fangarmen

Die Klammerhaken sind auf den Fangarmen bis zur letzten distalen Verzweigung des Armhauptstammes oralwärts vorhanden. Sie stehen hier einzeln dicht beieinander und bilden jedoch keine Gruppen, wie das auf den Lokomotionsarmen der Fall war (Abb. 17a). Erst ab der sechsten distalen Verzweigung wird der Abstand zwischen den einzelnen Klammerhaken größer, so daß eine freie Fläche auf der Oralseite entsteht. Die Klammerhaken sind auch auf den Seitenverzweigungen vorhanden. Sie erreichen in den oberen distalen Abschnitten der Arme eine Größe von 300 μ ; ein Fanghaken dagegen nur 70-80 μ . Die Fanghaken kommen lateral oder aboral an den Fangarmen vor. Der Abstand zweier Gürtel beträgt distal 180 μ , wobei minimal 6 Haken in einer Reihe stehen. Auf den Hauptstämmen der Arme wird er proximal zunehmend größer und beträgt bereits proximal der 6. Verzweigung - von der distalen Armspitze her gezählt - 950 μ . Da die Fanghaken in diesem Bereich selbst nur 90 μ groß sind, werden sie für den Nahrungsfang immer wirkungsloser. Ursprünglich gehen die Gürtel bis zu den Klammerhaken herum. Proximal von der 6. Verzweigung ab wird der Abstand des Gürtels zu den Klammerhaken größer; proximal von der 9.-10. Verzweigung - wieder von der distalen Armspitze her gezählt - fehlen die Fanghaken ganz. An den Seitenverzweigungen beträgt der Gürtelabstand distal - wie am Hauptstamm - konstant 180 μ und nimmt proximal bis 380 μ zu.

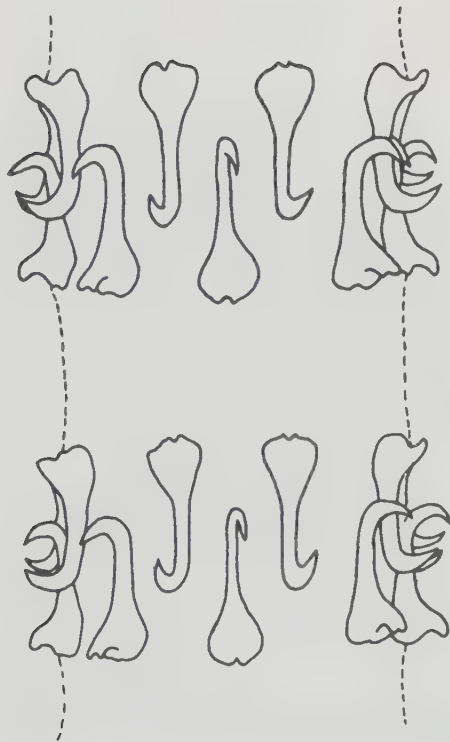


Abb. 15

Anordnung der Fanghaken am distalen Armende. Die Gelenkhöcker sind nicht eingezeichnet

Die Gürtelabstände sind ein Maß für die Größe des eingefangenen Planktons. TSURNAMAL u. MARDER sammelten über einer aktiven Astroboa-Kolonie Plankton von minimal 360 μ Körperdurchmesser. Astrophyton kann sicher kleinere Organismen einfangen, da der Gürtelabstand an den distalen Armabschnitten hier geringer ist als bei Astroboa.

3.2 Bau und Arbeitsweise der Fanghaken

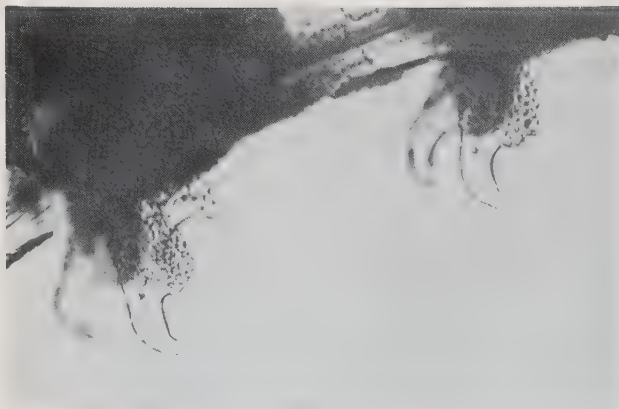
Die Fanghaken sind Kalkbildungen, die einem aus Mesenchym bestehenden Gelenkhöcker aufsitzen, der neben Bindegewebe viele Sklerite enthält. Der distal gekrümmte Hakenschaft ist im Querschnitt oval und hat ein Längen-Breitenverhältnis von etwa 2:1. In der Biegung treten Poren auf, die zwischen 2-4 wechseln können. Die Bedeutung dieser Poren ist bisher unbekannt. Sie könnten eine Stabilitätsfunktion haben, denn es besteht die Möglichkeit, daß der Haken während des Zuschlagens seitwärts verdrillt wird. In der Technik werden Materialaussparungen an Werkstücken oft benutzt, um gute Stabilität bei geringem Materialverbrauch zu erzeugen. Ein ähnliches Prinzip kann durch die Poren hier vorliegen. Bei einseitig auf Biegung und Zug belasteten Körpern treten neutrale Fasern auf, in denen die Kräfte sich aufheben. Die Poren liegen in der neutralen Faser des Hakens. Das Gesagte trifft jedoch nur zu, wenn die Haken sich sehr schnell bewegen. Das Drehmoment wird dann distal am größten, d.h. daß selbst bei geringsten Gewichtseinsparungen der Haken leichter beschleunigt werden kann. Die Hakenbewegungen habe ich bisher am intakten, filtrierenden Tier nicht gesehen. Wegen der Lichtempfindlichkeit der Tiere und der geringen Größe der Haken wird das experimentell nur schwer möglich sein. Die Poren treten auch an den Klammerhaken der Lokomotionsarme auf. Sie kommen jedoch nur an den Haken vor, die weit aus der von Mesenchym umwachsenen Basis herausragen, die also auch mechanisch stärker beansprucht werden.

Die Basis der Fanghaken ist kompliziert aufgebaut. TSURNAMAL u. MARDERs Abbildungen von Astroboa zeigen nicht ihre wirkliche Beschaffenheit. In Abb. 16 u. 17 ist ein Fanghaken von der Seite zu sehen. Er liegt mit dem abgeflachten Rückenteil dem Gelenkhöcker auf. Die

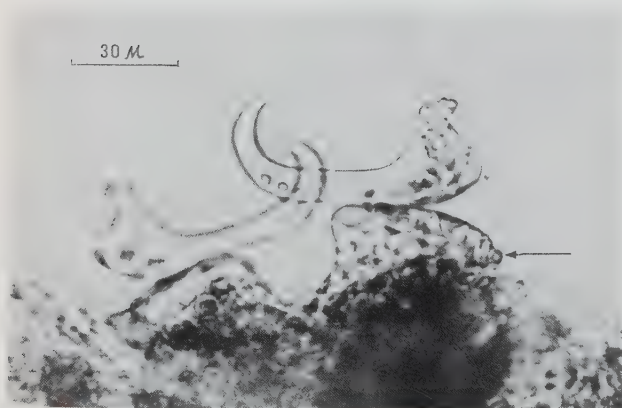


Abb. 16

Seitenansicht eines distalen Armstückes. Die Fanghaken sind um 180 Grad gegeneinander versetzt, während die Klammerhaken nur in einer Richtung stehen und mit der Krümmung proximal weisen



a



b

Abb. 17

- a. Klammerhaken von der Seite. Das mit Skleriten versehene Mesenchym überwächst die Basis. Die Poren sind nur am herausragenden Hakenteil zu finden
- b. Fanghaken von der Seite. Der Haken liegt mit dem Mittelteil auf. An dem am Gelenkhöcker vorhandenen Vorsprung (Pfeil) rastet der Haken ein

Gelenkhöcker liegen auf den Wirbelscheiben. In Ruhestellung ist distal der Basis der Haken ein Absatz erkennbar, der in Aufsicht herzförmig ist. Abb. 18 a zeigt einen Blick von unten. Der Haken ist auf dieser Abbildung durch die Präparation vom Gelenkhöcker abgehoben. Der in der Seitenansicht hakenförmige Absatz wird jetzt lateral von zwei kleinen Vorsprüngen begrenzt (rechter Pfeil), die zwischen sich eine Führungsrinne bilden. Im Zentrum sind ebenfalls zwei Vorsprünge (linker Pfeil) vorhanden, die die Rinne in Richtung des Schaftansatzes fortführen und in Abb. 18 b in der Aufsicht von vorn zu sehen sind. Der nun folgende Teil des Hakens wird breiter und geht in den Schaftansatz über, der in Ruhestellung dem Gelenkhöcker aufliegt (Abb. 16, 17 b).

Die Form der Basis des Hakens läßt die Form des Gelenkhöckers voraussagen. Der Höcker muß distal eine schmale Kante haben, die in die Führungsrinne der Hakenbasis paßt.

In Abb. 19 sind auf einem Armquerschnitt die Gelenkhöcker zu sehen. Sie laufen spitz zu und haben distal eine Kalkeinlagerung, die der Kante Festigkeit verleiht. Zwei weitere Kalkeinlagerungen verlaufen an den Enden des Höckers in Richtung des Wirbels.

Wie wird der Haken bewegt? An amputierten Armen habe ich diese Bewegung mit dem Binokular verfolgt. Der Haken dreht sich nicht in einem festen Gelenk, sondern er macht eine gleitende, sichelförmige Bewegung, wobei schließlich der vordere Absatz der Basis am Vorsprung des Gelenkhöckers einrastet (Pfeil in Abb. 17 b). Wir können also von einem Gleitflächengelenk sprechen. Die Haken werden am intakten Tier von einer zähen, hyalin erscheinenden Masse umgeben. Ich nehme an, daß sie außer durch Muskelfasern auch von dieser Substanz während ihrer Bewegung gehalten werden. Die Art der Bewegung war an der Lage des Hakens in Ruhestellung vorauszusehen. Der Drehpunkt liegt am Ansatz des Schaftes. Folglich müssen Muskeln am Vorderteil der Basis angreifen, um den Haken in der beschriebenen Weise aufzurichten. Am Wirbelkörper setzen zwei große Muskelfasern an, die lateral in den Gelenkhöcker gehen (Abb. 19, langer Pfeil). Ausläufer der gut entwickelten Unterhautmuskulatur ziehen von mehreren Seiten in den Höcker ein. Der genaue Ansatz der Muskeln am Fanghaken ist noch unbekannt. Es werden zur Darstellung des Muskelansatzes beson-

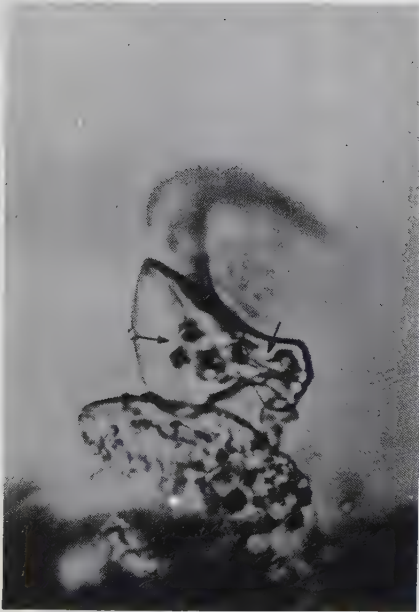
dere histologische Techniken notwendig sein. Das fixierte Material wurde für Schnitte stets entkalkt, wobei natürlich die Haken mit aufgelöst wurden. Schnitte von nicht entkalkten Armen führten trotz harter Einbettungsmittel zur Zerstörung der Strukturen. Leider lassen sich die Fanghaken durch ihre geringe Größe auf mechanischem Weg durch einen dünnen Draht nur schwerlich bewegen, da sie sofort abbrechen. Daß Muskeln an der Hakenbasis ansetzen müssen, konnte ich durch Bewegen der viel größeren Klammerhaken mit einer Nadel nachweisen. Bei Bewegung des Hakens traten zwei Muskelbänder deutlich hervor, die an dem vom Gewebe bedeckten Teil der Hakenbasis ansetzen. Sie verlaufen dicht unter der Hautoberfläche und heben bei Kontraktion das gesamte Unterhautgewebe mit an. Die Muskelbänder beginnen an einem Höcker des benachbarten Wirbels seitwärts der Oralseite.

Zur Herstellung eines funktionellen Modells der Fanghaken ist mir die Topographie bekannt; es fehlt aber noch der eindeutige Nachweis der Muskelansätze.

3.3 Bemerkungen zu entwicklungsgeschichtlichen Fragen

Die Echinodermen-Endoskelette entstehen aus einer intracellulären Kalkgranula, die durch Wachstum mannigfaltige Formen annehmen kann (u.a. NICHOLS 1962). Das Zellumen wird durch die wachsende Granula verdrängt; der Kern teilt sich vielfach, wodurch ein Syncytium entsteht. Die Fang- und Klammerhaken sind also intracelluläre Bildungen und wachsen verschieden stark aus dem Zellverband heraus. Die Formen der Haken gleichen sich, so daß man annehmen darf, daß Fang- und Klammerhaken gleichen Ursprungs sind. Die Fanghaken wurden im Zuge der Spezialisierung der Gorgonenhäupter zu Strömungsfiltrierern aus den ursprünglich der Lokomotion dienenden, deshalb primitiveren und kräftigeren Klammerhaken gebildet. Die Darstellung der beiden Hakentypen bei *Astroboa* von TSURNAMAL u. MARDER gibt nicht die enge Zusammengehörigkeit dieser homologen Bildungen wieder. TSURNAMAL u. MARDER sprechen von "arm hooks", die eindeutig Fanghaken darstellen. Proximal vorkommende Haken bezeichnen sie als "spines", die größeren der distalen Abschnitte als "transformed spines". Sie geben nicht an, ob die Haken oral oder aboral auftreten. Ich halte die "spines" und

a



b

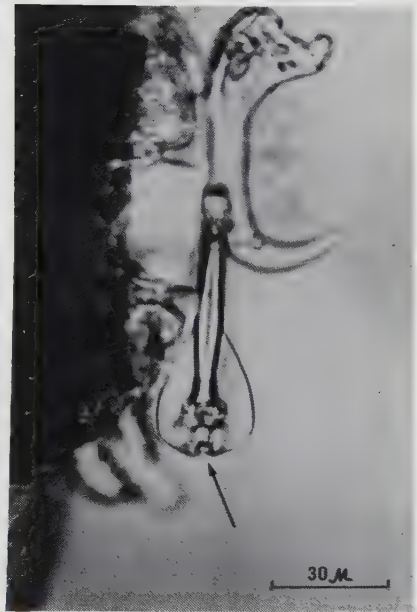


Abb. 18

- a. Hakenbasis schräg von unten. Die Pfeile geben die Vorsprünge an, die die Führungsrinne bilden
- b. Haken von vorn mit dem in a links liegenden Teil der Führungsrinne

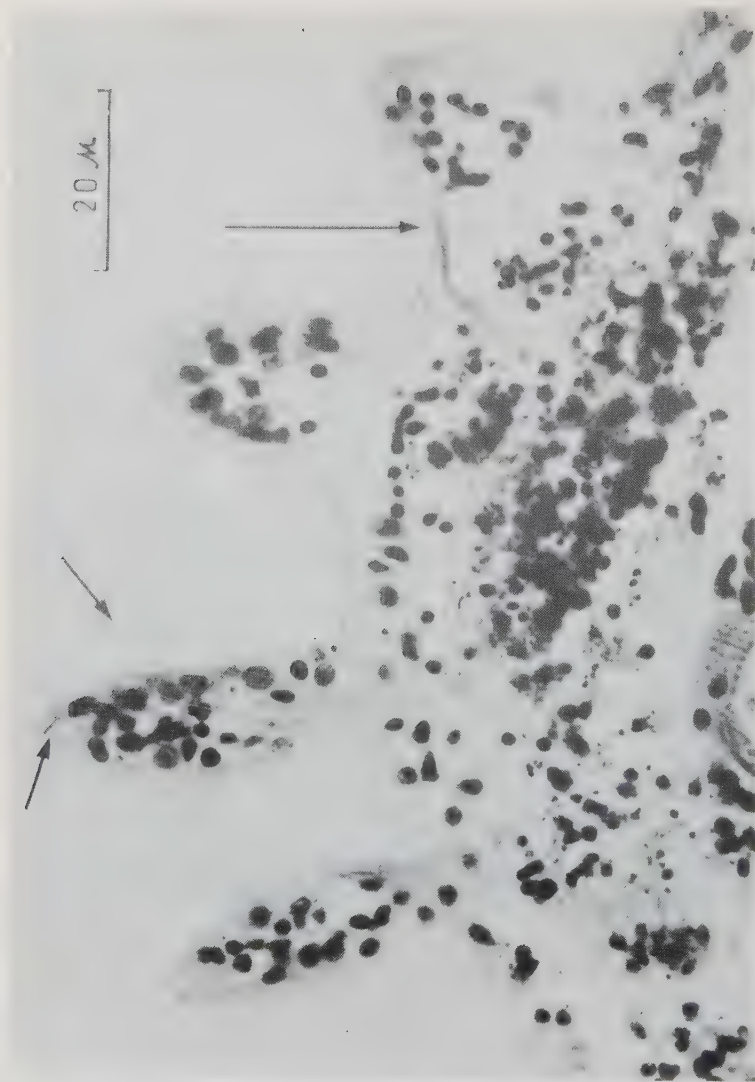


Abb. 19

Querschnitt durch verschiedene Ebenen der Gelenkhöcker. Die aus Kalk bestehende Kante (im Foto als weiße Stelle zu sehen, da der Arm entkalkt wurde) liegt am spitz zugehenden Ende (kurzer Pfeil). Eine Muskelfaser (langer Pfeil) zieht in den rechten Höcker

"transformed spines" für verschiedene Entwicklungsstufen der Klammerhaken. Diese Einteilung der Haken geht nicht von der Vorstellung aus, daß diese Bildungen homolog sind und die "arm hooks" in Wirklichkeit die am meisten abgeleiteten Formen darstellen. So sind auf den Lokomotionsarmen proximal gelegene Klammerhaken fast unbeweglich und völlig überwachsen. Ähnlich sehen reduzierte Fanghaken nach der 10. distalen Verzweigung von der Armspitze gezählt des Hauptstammes der Fangarme aus, die nur als Höcker erscheinen und ebenfalls von Gewebe überwachsen sind. Auf den Lokomotionsarmen bleibt die Basis der Klammerhaken immer bedeckt. Die Fanghaken auf den Fangarmen liegen dagegen fast frei auf den Gelenkhöckern, wobei nur noch kleine bindegewebige Zellreste an der Basisunterseite vorkommen. Die Entwicklung der Haken zeigt also, wie homologe Bildungen bei Funktionswechsel Abänderungen erfahren. Der phylogenetische Werdegang dieser Umbildungen läßt sich mit allen Übergängen am gleichen Tier verfolgen. Die Ausbildung des Hakenapparates und seine Verbreitung auf den beiden funktionellen Armtypen, halte ich für ein wichtiges Indiz in der Feinsystematik der Gattungen und Arten der Gorgonocephaliden. Bereits DÖDERLEIN fiel das Fehlen der Aboralhaken auf den "dickeren" Zweigen von *Astrophyton* auf. Bei anderen Gattungen sind noch Aboralhaken auf den Lokomotionsarmen vorhanden oder es läßt sich eine beginnende Reduktion feststellen. Die bei Gorgonenhäupter zunehmende Spezialisierung der Arme in Fang- und Lokomotionsarme führt also zur Reduktion der Fanghaken auf den der Bewegung dienenden Armteilen. Wahrscheinlich tritt bei den primitiven Gattungen der Gorgonocephaliden die funktionelle Zweiteilung der Arme weniger oder nicht in Erscheinung, so daß die Arme der Lokomotion und dem Nahrungsfang gleichzeitig dienen.

Die Reduktion der Fanghaken auf den Lokomotionsarmen von *Astrophyton muricatum* ist vollständig. Es treten hier keine Fanghaken mehr auf. Ich sehe daher *A. muricatum* innerhalb der Gattung *Astrophyton* als die spezialisierteste Art an.

Die funktionelle Differenzierung der Arme und Haken sowie die Verbreitung der Hakentypen auf den Armen können also eine wertvolle Hilfe für die taxonomische Einteilung der Gattungen und Arten der Gorgonenhäupter sein.

4. Nahrungstransport

Die durch Strömungsfiltrieren, Substratweiden oder Abfiltrieren der langsam fließenden Wasseroberfläche gewonnene Nahrung muß vom Fangort im Arm zum Mund transportiert werden. Nahrungstransport mittels der Ambulacralfüße, wie es viele typische Ophiuren machen, tritt bei Gorgonenhäuptern nicht auf.

FEDOTOV (1924) vermutete, daß wegen der hohen Beweglichkeit der Arme und der Fähigkeit, sich in vertikaler Richtung einzurollen, die Beute in den Mund gegeben werden kann. ATZ (1960) gibt eine kurze, nur in einem Satz zusammenfassende Beschreibung, die ebenfalls auf einer Annahme beruht, aber den wirklichen Verhältnissen sehr nahe kommt:

"Eventually, the whole arm slowly curled downward and under the body to reach the mounth, which ist on the basket stars underside. Transfer of food to mouth has not been witnessed".

In Freiland- und Aquariumsbeobachtungen habe ich die Vorgänge beim Nahrungstransport verfolgen können.

Abb. 14 zeigt einen Filtrationsschirm von *Astroboa*, in dem zahlreiche, kleine Knötchen zu sehen sind. Diese Knötchen sind eingefangene Planktonten. Große Nahrungsbrocken werden von den Endverzweigungen umschlungen, wobei benachbarte Verzweigungen zu Hilfe kommen können. Danach rollt sich der Arm sofort spiralg oralwärts ein (Film) und bewegt sich zur Mundscheibe hin. Die Stärke des taktilen Reizes bestimmt die Einrollbewegung des Armes. Bei kleinen Reizen (z.B. das Auftreffen eines Plankters) wird der Hauptarm nicht eingerollt. Der Nahrungsfang wäre sehr unergiebig, würde der Arm bei jedem auftreffenden Plankter eingerollt werden. *Astroboa* und *Astrophyton* filtrieren deshalb die ganze Nacht über und ziehen erst am Ende der Aktivität den nun mit vielen Knötchen besetzten Arm ein. Nach dem Auftreffen der Nahrung muß entschieden werden, ob der Arm eingerollt wird oder ob die Beute im Filtrierschirm verbleibt. Man könnte also an einen Schwellenwert denken, bei dem die Einrollbewegung ausgelöst wird. Trotz der beiden Alternativen, Auslösung oder Nichtauslösung der Bewegung, treten aber die aktiv arbeitenden Fanghaken in Aktion, die zusätzlich gesteuert werden müssen. Das Zuhilfenehmen anderer Arme bei großen Nahrungsbrocken macht wahrscheinlich, daß eine zentralnervöse Verarbeitung der Reizqualitäten vorliegen muß.

Wie die Nahrung zum Mund transportiert wird, verfolgte ich an *Astrophyton* im Glasbodenaquarium. Die Armspirale wird mit ihrer flachen Seite zum Mundfeld vorgeschoben, wobei sich der Hauptarm um 90 Grad dreht. Die Nachbararme bewegen sich zur Seite und heben die Körperscheibe an, so daß die Armspirale genügend Raum hat. Große Nahrungsbrocken werden von den Kieferzähnen festgehalten und langsam in die Mundöffnung geschoben. Am Tage streifen die Armverzweigungen die Nahrung zwischen den Kieferzähnen ab. Man trifft jeweils nur eine Armspirale auf der Mundseite.an.

5. Erörterung

Die Gorgonenhäupter sind ein weiteres Beispiel für radiär-symmetrische, passive Strömungsfiltrierer. Bei den meisten marinen Planktonfiltrierern erzeugen die Tiere die Wasserströmung selbst. Seltener wird eine vorhandene Strömung mit Filtriervorrichtungen ausgenutzt, die passiv in die Strömung gehalten werden. FRIEDRICH (1965) gibt einige marine Beispiele. Die im Spülsaum im Sand lebende Schnecke *Olivella columellaris* hat zwischen Pro- und Metapodium ein Schleimnetz, mit dem sie im Rückstrom der Brandungswellen filtriert. Das Schleimnetz wird mit den gefangenen Partikeln gefressen. Strömungsfiltrieren mit einem Schleimnetz ist auch von der Schneckenfamilie der Vermetidae bekannt. Einige Langschwanzkrebse (Hippiden) bilden mit der federförmigen zweiten Antenne einen Filtrierapparat, den sie in die Strömung halten. MAGNUS (1963, 1962-64, 1964 b) entdeckte passives Strömungsfiltrieren bei dem erwähnten Crinoiden *Heterometra*. *Heterometra* bildet mit den Tentakeln zwischen den Pinnulae ein dichtes, radiäres Netz. MAGNUS (1966) berichtet weiterhin von einer filtrierenden Seefeder (*Scytaliopsis djiboutensis*), die sich trotz ihrer bilateralen Konstruktion beim Nahrungsfang wie ein radiärsymmetrischer Filtrierer verhält.

Weiter vorne habe ich die Aboralzuwendung der Arme zur Strömung funktionell zu deuten versucht. Die Standorte der Gorgonenhäupter sind stärker beströmt als die der ebenfalls nachtaktiven, filtrierenden Crinoiden. Crinoiden bilden bei starker Strömung keine Fächer

aus, da sie fortgespült werden könnten. MAGNUS gibt Strömungsgeschwindigkeiten von 2-5 cm/sec an. In der Astroboa-Kolonie betrug die Geschwindigkeit kleiner schwebender Teilchen im Mittel 4-8cm/sec. In einigen Nächten war die Strömung so stark, daß ich nicht beobachten konnte, da ich ständig gegen das Riff trieb. Astroboa war selbst bei dieser Strömung aktiv, wozu sie besondere Fang- und Nahrungstransportmechanismen benötigte. Die Fanghaken stellen durch ihre kranzförmige Anordnung einen selbst bei starker Strömung funktionierenden Fang- und Klammermechanismus dar. Das vielfache Umschlingen der Beute mit den beweglichen Armenden deute ich daher als eine innerhalb der Echinodermen einmalige Anpassung an die Strömung.

VI. Zur Morphologie des Fortpflanzungsapparates

Die Fortpflanzungsorgane der Ophiuroideen bestehen aus zwei morphologisch eng zusammenhängenden Strukturen: dem im aboralen Metacoelring bindegewebig von Aboralsinus eingeschlossenen Genitalstrang (= Genitalrhachis = Genitalröhre) und den Genitalsäcken, die sich knospenartig aus dem Genitalstrang bilden. Der Genitalstrang ist ein Ringsystem, der mit amöboid beweglichen Urkeimzellen angefüllt ist, die später in die Genitalsäcke einwandern und hier reifen. Die fertigen Geschlechtsprodukte gelangen in den meisten Fällen in die Bursa und durch die Bursaspalten, die früher auch als Genitalspalten bezeichnet worden sind, nach außen. Diese u.a. von LUDWIG (1878), HAMANN (1887, 1889), McBRIDE (1893 a, b) und HAMANN (1901) und in neuerer Zeit von SMITH (1941) gefundenen Verhältnisse gelten mit einigen Abwandlungen auch für die Euryalae, für die diese Fragen kurz von LYMAN (1880-81) und FEDOTOV (1916, 1926) bearbeitet wurden.

Ich untersuchte an *Astrophyton*:

1. den Bau der Genitalsäcke
2. die Entwicklung der Genitalsäcke mit einer Bestimmung des Zeitpunktes der eintretenden Geschlechtsreife

3. die bei den Euryalae umstrittene Ausführung der Geschlechtsprodukte, was zu einer Diskussion über die Bedeutung der Bursa führte.

LYMAN u. FEDOTOV beschrieben die Lage des Genitalstranges und der Genitalsäcke. FEDOTOV hebt hervor, daß bei Gorgonocephalus die starke Entfaltung der Gonaden eine Folge der zunehmenden Komplizierung des Genitalstranges sei, der im Gegensatz zu den typischen Ophiuren stark gewunden ist und unterhalb der Radialbiller aborale Äste entsendet. Diese Befunde kann ich auch bei Astrophyton bestätigen.

1. Histologie der Genitalsäcke

Der Aufbau der Genitalsäcke soll an einem ausgebildeten männlichen Genitalsack erläutert werden. Die Histologie wurde ausführlich von SMITH (1941) an typischen Ophiuren behandelt, auf den ich mich vergleichend im Folgenden beziehen werde, da die Beschreibungen und Abbildungen FEDOTOVs an Gorgonocephalus wenig informativ sind.

Die ausgebildeten Genitalsäcke liegen dicht der Bursa auf. Ich beginne deshalb mit einer Beschreibung der Bursenwand, obwohl sie histologisch völlig separat ist. Die Bursenwand wird zum Bursenlumen hin von einem breiten Epithel abgegrenzt, das an seinen stark anfärbbaren Kernen deutlich erkennbar ist. Auf das Bursenepithel folgt ein sehr faseriges, dichtes Bindegewebe, in dem Kalkkristalle eingelagert sind. Sie sind in Abb. 20 nicht zu sehen, da das fixierte Material entkalkt wurde. Die Bedeutung der Kristalle ist meines Wissens unbekannt. Der Bindegewebsschicht liegt nach innen das Coelomepithel auf, da anschließend Metacoelspalten folgen. In Frischpräparaten sind hier Coelomocyten zu sehen, die exkretorische Funktion haben. Die Metacoelräume werden durch eine feine, bindegewebige Scheidewand vom Aboralsinus (= Blutlakunenring = Genitalsinus) getrennt, der die Genitalsäcke enthält. In dieser Scheidewand liegen einzelne Muskelfasern, die der Zirkulation des Blutes im Aboralsinus dienen könnten. Das Blut war an einigen Stellen des Aboralsinus als homogene, geronnene Masse zu sehen. Die Genitalsäcke liegen

bei adulten Tieren der Bursa in vielen Schichten auf. Typische Ophiuren haben dagegen nur eine Schicht meist nur in einer Reihe. Die Genitalsäcke werden außen von einer sehr lockeren Bindegewebsschicht umhüllt, in der Muskelfasern eingelagert sind. Die Fasern liegen sehr verstreut und bilden keine geschlossene Schicht. Sie sind bei *Astrophyton* bereits in frühen Entwicklungsstadien vorhanden. Dieser Befund steht im Gegensatz zu dem von SMITH, der Muskelfasern bei *Ophiothrix fragilis* nur am reifen Genitalsack feststellen konnte. Muskelentwicklung in den Gonaden von Seeigeln wurde auch von FOX (1924) beschrieben, der eine Kontraktion der Gonaden bei Entlassung der Geschlechtsprodukte beobachtete. Auslöser waren chemische (Gegenwart anderer laichender Tiere) und mechanische Reize (Kontakt mit einer Nadel). Ich habe Muskelfasern bereits im Entwicklungsstadium A (Abb. 21) gesehen. FEDOTOV (1926) hebt hervor, daß die Muskelfasern ein Derivat der Coelomhöhlenwand seien. Ich neige ebenfalls zu dieser Ansicht. Der Genitalsack entwickelt sich in frühen Stadien aus dem Genitalstrang, der innerhalb des Aboralsinus verläuft. Der Genitalsack ist also eine Bildung des Metacoels. Bei Reifung des Genitalsackes gerät seine Wand durch zunehmende Volumenvergrößerung mehr und mehr in Kontakt mit der Wand des Aboralsinus; sie bilden schließlich eine gemeinsame Wand. Ich glaube nicht, daß die Muskelfasern in der Genitalsackwand den Genitalsack zur Kontraktion bringen können. Es wäre eine kompakte Muskelschicht notwendig, um z.B. die mit Oocyten angefüllten Ovarien zu kontrahieren. Diese Aussage bestätigen auch HAMANNs Beobachtungen, der bei *Ophioglypha* keine Muskulatur in den Genitalwänden finden konnte. Es wäre denkbar, daß die Muskelfasern auch hier der Bewegung des Blutes im Aboralsinus dienen. Der Genitalsack wird außen von einem dünnen Epithel umgeben, auf das das Keimzellenmaterial folgt. Peripher liegen die an den großen, hellen und punktierten Kernen erkennbaren Spermatogonien. Ihre Zellgrenzen sind undeutlich. Die Spermatogonien gleichen bei *Astrophyton* in Größe und Form den Urkeimzellen im Genitalstrang. Sie gehen sicher direkt aus ihnen hervor. Zum Zentrum des Genitalsackes hin folgen alle Stadien der Spermiogenese. Ich habe die Chromosomenverhältnisse während der Kern- und Zellteilungen nicht verfolgen können, da die Kerne sehr klein sind.

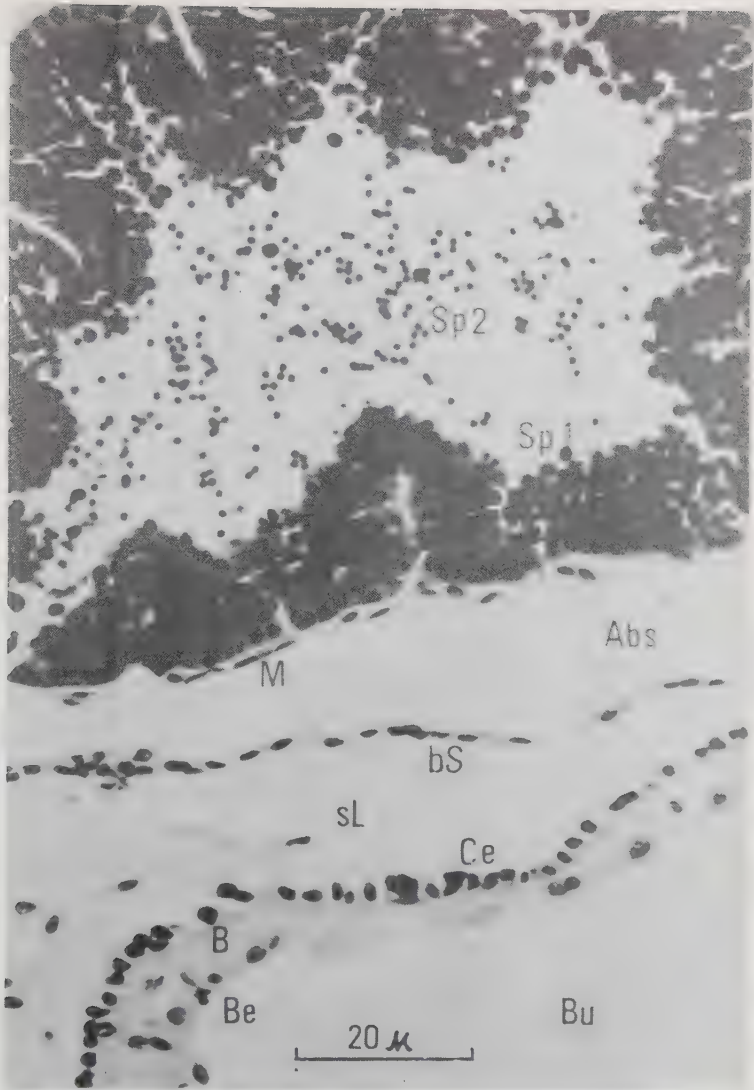


Abb. 20

Querschnitt durch einen männlichen Genitalsack im Stadium D

Abs=Aboralsinus B=Bindegewebe Be=Bursenepithel
 bS=bindegewebige Scheidewand Bu=bursa
 Ce=Coelomepithel M=Muskelfaser sL=Metacoel
 Sp.1=Spermatocyten 1.Ordnung Sp.2=Spermatocyten 2.Ordnung

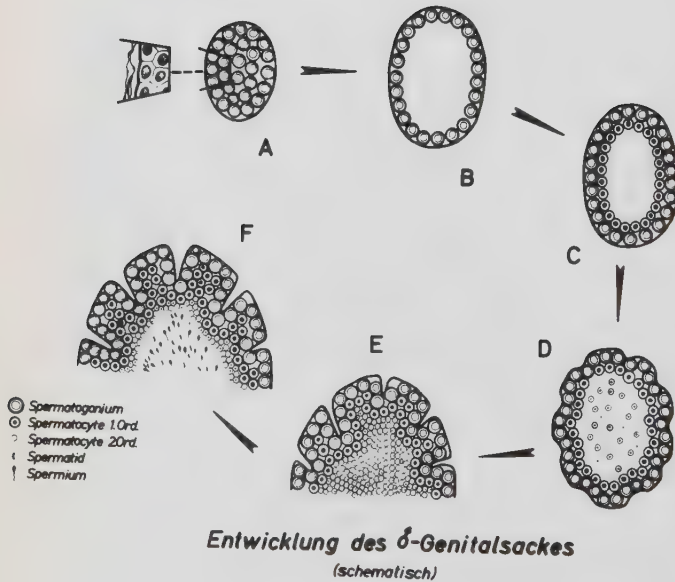


Abb. 21

Entwicklung des männlichen Genitalsackes - dargestellt an schematisierten Querschnitten. Die wirklichen Größenverhältnisse der Geschlechtsprodukte zeigt Abb. 20

Die Spermiogenese verläuft im Wesentlichen so, wie sie SMITH für die typischen Ophiuren beschrieben hat. Die Entwicklung der Geschlechtszellen geht mit einer Abnahme des Cytoplasma-Materiales einher, so daß die Stadien an der Kerngröße erkennbar sind. Auf die Spermatogonien-schicht folgen die Spermatocyten 1. Ordnung. In der Prophase finden die vorbereitenden Stadien der Reduktion statt. Die Spermatocyten 2. Ordnung sind deshalb leicht an der genau um die Hälfte reduzierten Nucleusmasse zu erkennen. Das Lumen des Genitalsackes wird von Spermatiden und Spermatozoen eingenommen. Die Schwänze der Spermatozoen liegen etwa radial. Ich stimme mit SMITH in der Darstellung der Spermatiden und Spermatozoen nicht überein. Im PK-Mikroskop habe ich deutlich längliche Spermatiden und Spermienköpfe gesehen, die etwas kleiner als $1\ \mu$ sind. Die von SMITH als Spermienköpfe bezeichneten Zellen halte ich für Spermatocyten 2. Ordnung (Abb. 20).

2. Entwicklung der Genitalsäcke

Um die Entwicklung der Genitalsäcke zu verfolgen, wurden Vertikalschnitte durch das Scheibenzentrum von 55 Tieren zwischen 4-19 mm untersucht. Die Schnitte zeigen, daß Tiere bis 9 mm Ksd noch keine Genitalsäcke bilden. Der Darm ist in diesen Stadien stark entwickelt und verdrängt weitgehend die Bursahöhlen. Diese Organisation erinnert an die typischen Ophiuren. Mit zunehmendem Alter verdrängen die Bursae den Darm, gleichlaufend mit der beginnenden Entwicklung der Genitalsäcke. Leider standen mir keine Tiere zwischen 10 u. 11 mm Ksd zur Verfügung. Bei dieser Größe beginnt die Gonadenentwicklung, denn auf allen späteren Schnitten sind wenigstens im männlichen Geschlecht bereits junge Genitalsäcke vorhanden.

2.1 Hoden

Die Entwicklung ist in Abb. 21 an schematisierten Querschnitten dargestellt. Die Geschlechtszellen sind der Übersichtlichkeit wegen nicht in richtigem Größen- und Zahlenverhältnis wiedergegeben. Die

wirklichen Proportionen sind aus Abb. 20 ersichtlich. Die Querschnitte zeigen die Zunahme der Größe des Genitalsackes während seiner Entwicklung. Bei einem Durchmesser von 120-150 μ ist der Hoden völlig mit Spermatogonien angefüllt, die sich bei weiterem Wachstum peripher ein- oder mehrschichtig anlagern (B) und führen zur Bildung der Spermatocyten 1. Ordnung (C), die auch in Abb. 20 zu sehen sind. Das Lumen des Genitalsackes ist frei, seine Wandung noch glatt. Bei einer Größe der Genitalsäcke von 210-250 μ Durchmesser werden durch die ersten Reifeteilungen die Spermatocyten 2. Ordnung gebildet, die verstreut in das freie Lumen abgegeben werden. Gleichzeitig faltet sich die Genitalsackwand ein, was ich so deute, daß durch die progressive Zunahme der Geschlechtszellen deren Sauerstoffversorgung durch das Blut gesichert werden muß. Dies kann durch Oberflächenvergrößerung mittels der Einfaltung erreicht werden. Die Spermatocyten 2. Ordnung nehmen schließlich das gesamte Lumen des Genitalsackes ein (E). In diesem Stadium habe ich bei einigen Tieren Vacuolen in der Spermatocytenmasse gefunden, die bereits mit Spermatozoen angefüllt waren. Diese früh geschlechtsreifen Tiere hatten einen Ksd von 13-15 mm. In fortgeschrittenen Phasen des Stadiums E werden zwischen den Spermatocyten 2. Ordnung die ersten Spermienchwänze sichtbar, die parallel zueinander liegen. Es tritt ein Spalt im Zentrum des Genitalsackes auf, den ich als Bildungszentrum der Spermatozoen ansehe, da hier die ältesten Spermatocyten liegen. Der Spalt vergrößert sich und führt zum Stadium F. Bei einer Größe von 15 mm Ksd sind die Tiere geschlechtsreif. Der Genitalsack (550-600 μ) zeigt wieder ein freies Lumen, das mit Spermatozoen und Spermatozoen angefüllt ist, die in Gruppen zusammenliegen. Die Faltung des Genitalsackes ist weit fortgeschritten und reicht stellenweise bis zum Zentrum. Die Spermatozoen sind frei beweglich und können in das Wasser abgegeben werden.

2.2 Ovar

Die Entwicklungsstadien der weiblichen Genitalsäcke können an der Größe der Oocyten und deren Kernkonstitution verfolgt werden. Ich werde deshalb auch zuerst die Entwicklung der Oocyten aufzeigen, die

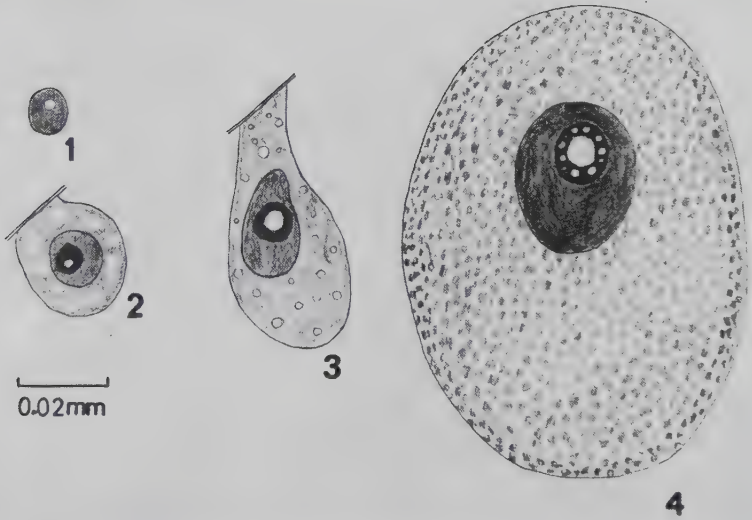


Abb. 22

Entwicklung der Oocyte 1.Ordnung. Stadium 1 stellt ein Oogonium dar. In Stadium 2 und 3 sind die jungen Oocyten mit der Wandung des Genitalsackes verwachsen

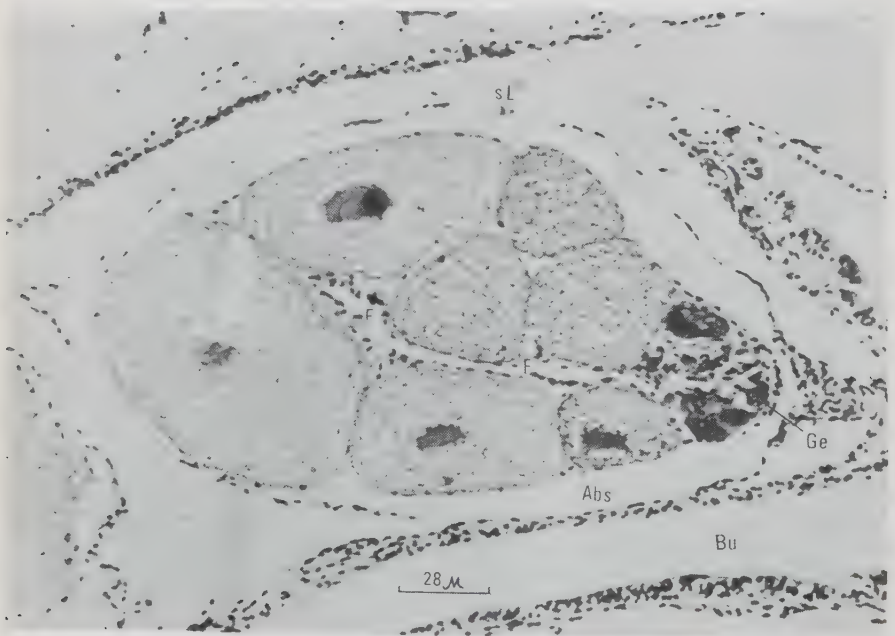


Abb. 23

Längsschnitt durch einen weiblichen Genitalsack im noch nicht ganz ausgereiften Stadium. Die ältesten Oocyten liegen im erweiterten Teil, die jüngsten an der Eintrittsstelle des Genitalstranges

Abs=Aboralsinus Bu=Bursa F=Follikelzellen Ge=Genitalstrang sl=Metacoel

ich bis zur Oocyte 1. Ordnung beschreibe. Reifere Oocytenstadien habe ich nicht gefunden. Die Entwicklung der Oocyten ist in Abb. 22 wiedergegeben. In sehr jungen Genitalsäcken füllen mehrere rundliche Zellen von etwa 10 μ Durchmesser das Lumen aus. Diese Zellen sind Oogonien (1) und können als noch nicht weiter ausdifferenzierte Urkeimzellen betrachtet werden. Ihr Nucleus liegt in einem homogenen Cytoplasma. Bei dem nun einsetzenden Wachstum der Oogonien wird das Cytoplasma vacuolisiert. Wir sprechen jetzt von Oocyten, die sich an der Wandung des Genitalsackes festsetzen (2). Der Nucleus dieser sehr jungen Oocyten ist homogen; aber der Nucleolus ist peripher stärker als sein Lumen mit Kernfarbstoff (Haematoxylin nach WEIGERT) anfärbbar, was auch SMITH festgestellt hat. Im fortgeschrittensten Oocytenstadium (4) wird der Nucleolus schließlich peripher vesikulös. Diese Oocyte 1. Ordnung hat sich von der Wandung abgelöst. Ihr Cytoplasma erscheint granuliert, wobei die Vakuolen verschwinden. Obwohl das Cytoplasma noch weiter vermehrt wird, verbleibt der Kern im alten Zustand. Die größte gefundene Oocyte 1. Ordnung von einem 34 mm Ksd großem Tier war 370 μ groß; der Nucleus 24 μ , der Nucleolus 12 μ . Die Oocyten der typischen Ophiuren sind bedeutend kleiner (etwa 100 μ), womit die Besonderheiten ihrer späteren Larvenentwicklung zusammenhängen.

Ich habe von Tieren unterschiedlicher Größe aus gleichen Monaten die zehn größten Oocyten ausgemessen, um festzustellen, bei welcher GröÙe die Geschlechtsreife einsetzt (Tab. 2).

<u>Ksd (mm)</u>	<u>GröÙe (μ)</u>
15	53
16	50
19	254
21	217
25	232
26	237
34	325
42	291

Tab. 2

GröÙe der Oocyten von unterschiedlich großen Tieren. Die Zahlen sind ein Mittelwert der je zehn größten, ausgemessenen Oocyten

Wie Tab. 2 zeigt, nimmt die GröÙe der Oocyten zwischen 16-19 mm Ksd erheblich zu. Die Weibchen beginnen geschlechtsreif zu werden, obwohl die Oocyten noch nicht befruchtungsfähig sind. Der Kern befindet sich in einem Ruhezustand vor der Reifeteilung (Abb. 22, Stad. 4).

Der jüngste aufgefundene weibliche Genitalsack hatte noch bläschenförmige Gestalt, in dem Oogonien und Oocyten der Stadien 1-3 vorhanden waren. Der Genitalstrang erweitert sich. In die entstandene Ausstülpung wandern die Urkeimzellen ein. Mit dem Wachstum der Geschlechtszellen vergrößert sich auch das Lumen des Genitalsackes und nimmt birnenförmige Gestalt an. Am Hals befindet sich die Eintrittsstelle des Genitalstranges (Abb. 23). Hier liegen die jüngsten Entwicklungsstadien, im erweiterten Teil dagegen die reifsten Oocyten (4). Nicht ausdifferenzierte Oogonien wandeln sich zu Follikelzellen um, die Septen zwischen den Oocyten bilden. Auf einem Längsschnitt (Abb. 23) eines noch nicht ganz ausdifferenzierten Genitalsackes ist in der Längsachse ein freies Lumen zu sehen, dessen Wandung aus Follikelzellen besteht. Dieser Raum wird bald durch die weiter wachsenden Oocyten verdrängt, wobei sich die Follikelzellen zwischen die Oocyten lagern. Ein reifer Genitalsack hat eine Länge von 1,2 bis 1,5 mm. Die Oocyten liegen dicht gedrängt; wobei die Follikelzellen noch zwischen ihnen zu erkennen sind.

SMITH(1941) konnte an *Ophiothrix fragilis* reife Eier isolieren, welche die erste Polspindel zeigten. Polspindeln konnte ich bei *Astrophyton* in keinem Kern finden. Ich nehme daher an, daß die Oocyten 1. Ordnung in diesem Zustand in das Wasser abgegeben werden. Die Reifeteilungen werden vermutlich auch hier durch chemische Reize der Gegenwart anderer laichbereiter Tier ausgelöst, wie es auch FOX (1924) für Seeigel und MORTENSEN (1937) für einige im Aquarium ablaichende Ophiuren gefunden hat. Neuerdings sind Neurosekrete nachgewiesen worden, die bei Seesternen die Ovarien zur Kontraktion veranlassen und zur Entlassung der Eier führen (u.a. CHAET in MILLIOTT 1967). CHAET glaubt, daß die Neurosekrete ("shedding substances") direkt nach außen gegeben werden und so Nachbartiere zur Ovarkontraktion stimulieren können. Die Neurosekrete führen auch zur Reifeteilung der Oocyten, wenn sie sich noch in den Gonaden befinden. Wahrscheinlich kommt diesem Prozess der bisher nur bei Seesternen sicher nachgewiesenen neurosekretorischen Steuerung der Gonadenentleerung größere Bedeutung zu. Es ließe sich im Falle einer neurosekretorischen Steuerung auch bei Corgonenhäuptern erklären, weshalb ich nie

Oocyten mit Kernspindeln angetroffen habe. Wahrscheinlich ist der Zeitraum der Stimulierung der Oocyten zur Reifeteilung durch ein Neurosekret, bis zur Entlassung der reifen Eier in das Wasser sehr kurz, so daß es dem Zufall überlassen bleibt, dieses Stadium aufzufinden.

Ich hatte nur Tiere zur Verfügung, die zwischen April und August gesammelt wurden. Sie wiesen alle die gleichen Kernkonstitution auf. Ich nehme daher an, daß die Weibchen in diesen Monaten laichbereit sind. Ich konnte einige Männchen untersuchen, die im Dezember und Januar gesammelt waren. Diese Tiere hatten bereits Spermatozoen gebildet, sie befanden sich zwischen den Spermatocyten 2. Ordnung, die den Genitalsack prall ausfüllten. Wahrscheinlich können die Männchen das ganze Jahr hindurch Geschlechtsprodukte produzieren, wie es bei vielen typischen Ophiuren der Fall ist, obwohl die Weibchen bestimmte Laichzeiten haben.

Die Größe der Oocyten läßt nun einige hypothetische Voraussagen auf die bisher noch unbekannte Larve zu. THORSON (1950) hat durch umfangreiche Untersuchungen an Larven zahlreicher benthonischer mariner Wirbelloser eine Beziehung zwischen Eigröße und Lebensweise der Larven nachgewiesen. Für Astrophyton kann bei einer Oocytengröße von nahezu 400 μ , die für Ophiuroideen ungewöhnlich groß ist, eine besondere Bodenlarve angenommen werden, was ich bereits aus dem Größenverteilungsdiagramm und dem Verbreitungsbild der Populationen geschlossen habe.

3. Ausführung der Geschlechtsprodukte

Bei den meisten typischen Ophiuren ist die Bursa Ausführungsort der Geschlechtsprodukte. Diejenigen, die keine oder eine orimentäre Bursa haben, bilden direkt nach außen führende Gonodukte.

FEDOTOV beschreibt das Genodukt der Weibchen von Gorgonocephalus als einen bewimperten Kanal, der in die Bursa mündet. LYMAN konnte dagegen bei den Weibchen keine Genitalöffnung finden, woraus er schließt, daß die Genitalsäcke zur Laichzeit aufplatzen und die Eier in die

"Körperhöhle" entlassen werden. LYMAN u. FEDOTOV machen über die Männchen keine Aussagen. Es war notwendig, die Ausführung der Geschlechtsprodukte in beiden Geschlechtern zu untersuchen.

Abb. 24 zeigt einen Gonadenlängsschnitt mit dem Gonodukt eines 18 mm großen Männchens, das in die Bursa mündet. Der Genitalsack liegt radial über einen Armschnitt und ist mit dem Gonodukt 300 μ lang, während sein Hals 22 μ breit ist. Die Scheidewand zwischen Metacoel und Aboralsinaus beginnt dicht vor der Öffnung. Das Gonodukt liegt also mit innerhalb des Aboralsinus. SMITH betont, daß er an Jungtieren von *Ophiothrix* keine Gonodukte finden konnte. Der Genitalsack in Abb. 24 befindet sich im Entwicklungsstadium D (Abb. 21), in dem das Männchen noch nicht geschlechtsreif ist. Im Lumen der Gonade sind die ersten Spermatocyten 2. Ordnung zu sehen.

Im weiblichen Geschlecht habe ich trotz Serienschnitte bisher keine Gonodukte finden können. Ich neige deshalb zu der Ansicht LYMANs, daß die Genitalsäcke platzen, die Bursenwand wenigstens kurzzeitig aufreißt und die Eier so in die Bursa gelangen. LYMAN schrieb hierüber:

"I was not able to detect on the surface of the ovarian lobes any pores for the egress of eggs, such as exist in the bursa of *Ophiurans*. It is therefore probable that the membrane ruptures at the breedingseason, ... "

Es müßte geprüft werden, ob die Weibchen vielleicht mit den eigenen Armen die Genitalsackwand aufreißen, da ich oft Arme in den Bursen sowie Eier auf den Armen angetroffen habe.

4. Bemerkungen zur Bedeutung der Bursa

Die Bursa als ektodermale Einstülpung wird von vielen Autoren als Genitalbursa bezeichnet (u.a. LYMAN 1880-81, HAMANN 1887, McBRIDE 1893 a, b, LUDWIG u. HAMANN 1901, SMITH 1941), da die Geschlechtsprodukte in sie abgegeben werden und in vielen Fällen der Raum als Brutraum benutzt wird. Diese Bezeichnung wird der wirklichen Bedeutung des Organs nicht gerecht, wie es bereits SMITH andeutet. Ich will versuchen, wenn auch oft unter spekulativen Voraussetzungen, diese Frage zu diskutieren.

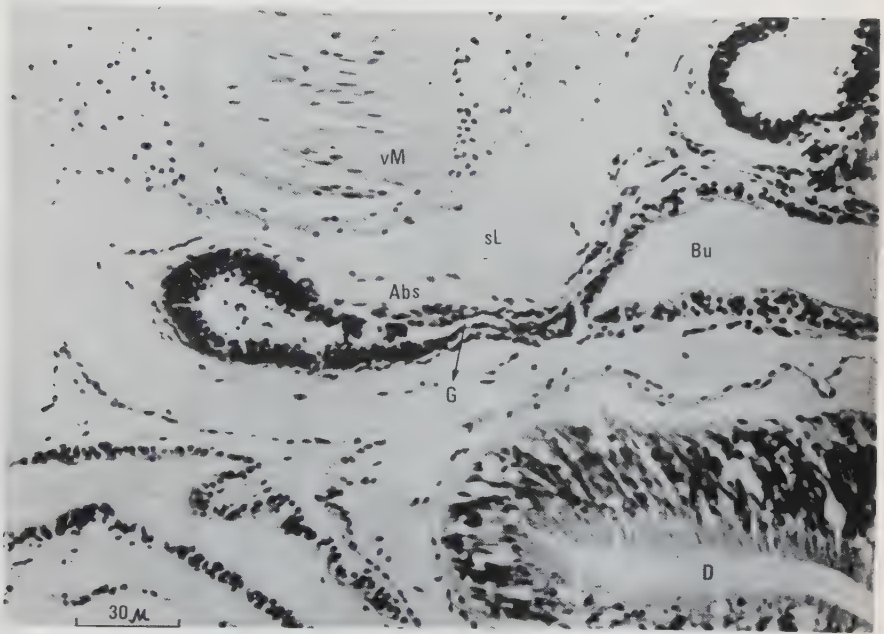


Abb. 24

Längsschnitt durch den Genitalsack eines 18 mm großen Männchens mit ausführendem Gonodukt

Abs=Aboralsinus Bu=Bursa D=Darm G=Gonodukt
sL=Metacoel vM=vertebraler Muskel

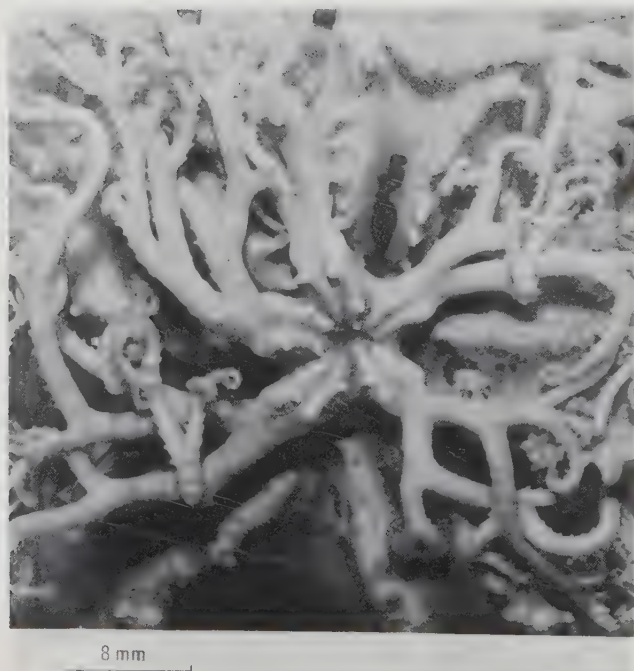


Abb. 25

Ein auf der Aboralseite eines großen Weibchens von
Astrophyton sitzendes Jungtier - siehe auch Abb. 1

Im Abschnitt "Zur Systematik und Evolution der Gorgonenhäupter" hob ich die starke Bursenentfaltung hervor. Die Bursen der Gorgonenhäupter geben ihre Selbständigkeit auf und kommunizieren im Scheibenzentrum miteinander. Sie verdrängen die Coelomspalten, so daß FEDOTOV (1926) von einer Substitution des Coeloms sprechen will und die Bursa als definitive, tertiäre Leibeshöhle bezeichnet. Die Bursenvergrößerung hat funktionelle Bedeutung, die ich erörtern und in einen allgemeinen Zusammenhang stellen möchte.

Die Funktion der Bursa als Atmungsorgan wurde schon von LUDWIG (1878) behauptet und wird bis heute durch Verhaltensbeobachtungen nahegelegt, obwohl der experimentelle Nachweis fehlt. HAMANN und LUDWIG berichten von langen Wimperzellen, aus denen das Bursenepithel stellenweise aufgebaut ist. Die Wimpern sollen der Ventilation des Wassers innerhalb der Bursa dienen. Auch die Bursenspalten sind mit Wimpern besetzt, um Wasserströmung zu erzeugen. Außerdem sind zusätzliche Atembewegungen durch rhythmisches Pulsieren der Körperscheibe u.a. von *Amphiura chiajei*, *A. filiformis* und *Ophiothrix lepidus* beschrieben worden. Zur Atmung der Gorgonenhäupter sind nur kurze Hinweise bei FEDOTOV (1926), MCGINITIE u. MCGINITIE (1949) und HYMAN (1955) zu finden.

Die gegenüber den typischen Ophiuren enorm vergrößerten Körper der Gorgonenhäupter bedingen eine reichlichere Sauerstoffversorgung. Hier sehe ich die primäre Bedeutung der Bursenvergrößerung als einer Vergrößerung der respiratorischen Flächen. MCGINITIE u. MCGINITIE vermuten, daß die Ambulacralfüße als Atmungsorgane die Arme, die Bursen aber den Körper versorgen. Ob die Annahme einer solchen Trennung der Sauerstoffversorgung berechtigt ist, kann nur experimentell geprüft werden. In einer Bursa der *Euryalae* sind nach HYMAN nur bei *Gorgonocephalus Cilien* zur Ventilation des Wassers nachgewiesen worden. Auf Querschnitten durch die Körperscheibe von *Astrophyton* habe ich keine Cilien gefunden, beobachtete aber das verstärkte Auftreten von aktiven Atembewegungen durch Pulsieren der Körperscheibe (Film). Bei *Asteronyx loveni*, einem primitiven Vertreter der *Euryalae*, fehlen ebenfalls Cilien zur Strömungserzeugung (HYMAN 1955). Es mag sein, daß innerhalb der Evolution der Ophiuroideen die Ventilation der Bursa mit Cilien durch wirksamere, aktive Atembewegungen ersetzt worden ist.

Bei *Astrophyton* werden die Radialschilder rhythmisch gehoben und gesenkt, wobei sie in der Tiefstellung für einige Sekunden verbleiben. Da die Bursa selbst über keine Muskeln verfügt, wird durch die Bewegung der Radialschilder ein Druck auf die Bursae ausgeübt. Aus fünf Einzelmessungen wurde bei unterschiedlich großen Tieren bei gleichen Bedingungen die Dauer eines Pulses gemessen (Tab. 3).

<u>Größe des Ksd</u>	<u>Zeit t</u>
(mm)	(sec)
46	29
30	30
28	22
21	21
15	21

Tab. 3

Die Dauer einer Pulsbewegung bei unterschiedlich großen Tieren

Die Pulsfrequenz nimmt mit der Größe ab. Die Atembewegungen haben je nach O_2 -Gehalt des Wassers verschiedene Intensitäten und reichen von nur einer schwachen Radialschilderbewegung bis zu einem kräftigen Heben und Senken. Daß bei den Pulsbewegungen Wasser ventiliert wird, läßt sich leicht zeigen. Ich gab im Moment der Ausatmung eine Gipsaufschwemmung in die Nähe der Bursenöffnungen, die sofort weggespült wurde. Die Atembewegungen treten wegen der nächtlichen Aktivität meist nachts auf. Am Tage sind die Bursenspalten häufig geschlossen. Bei Senkung des pO_2 des Wassers durch Einblasen von CO_2 erhöht sich die Frequenz.

Ich nehme an, daß die Podien den pO_2 "messen" können und eine Information an die Muskulatur der Radialschilder geben. Hierzu konnte ich folgende Beobachtungen machen:

Einige Tiere, die durch die beschriebene Autophagie ihre Bursae völlig zerstört hatten, führten trotzdem Atembewegungen aus. Ich setzte diese Tiere versuchsweise in das abgestandenen Wasser eines nicht mit Luft beströmten Aquariums, wo sofort heftige Pumpbewegungen ausgeführt wurden (Film).

Die Funktion der Bursae als Ausführungsort der Geschlechtsprodukte ist sekundär, wie ich zeigen werde.

Bei den meisten Echinodermen münden die Gonodukte direkt nach außen. Dieser sicher ursprüngliche Zustand tritt auch bei Ophiuroideen auf. In Tab. 4 sind die Bursaverhältnisse einiger Ophiuroideen in Zusammenhang mit der Ausmündung der Gonodukte, der Eizahl und der Größe der Tiere aufgeführt. Bei einigen Tieren wird von reduzierten Bursen gesprochen. Ich nehme an, daß es sich hier nicht um reduzierte, sondern um noch nicht voll ausgebildete orimentäre Bursen handelt. In der Richtung von oben nach unten auf dieser Tabelle sehe ich einen Evolutionstrend, der bei den Gorgonocephaliden seine höchste Entfaltung erreicht. Die Gonodukte münden ursprünglich nach außen. Mit der Bursenvergrößerung wird die Zahl der Geschlechtsprodukte erhöht, wobei auch die Zahl der Genitalsäcke zunimmt. Das Auftreten der Bursa steht in Zusammenhang mit der Zunahme der Körpergröße. Die bursenlosen Arten sind ausnahmslos klein. Die adulte *Nannophiura lagani* z.B. mißt nur 0,5 mm. SMITH (1941) schrieb, daß innerhalb der Ontogenie von *Ophiothrix fragilis* die Bursa verhältnismäßig spät auftritt und junge Exemplare von 0,4 mm Ksd keine Bursa hatten. Diesen Beobachtungen an *Ophiothrix* weise ich in den von mir gesehenen Zusammenhängen eine Schlüsselposition zu: Die Tiere entwickelten die Bursae erst auf vorgeschrittenen Ontogenesestadien; die adulten haben hier normal ausgebildete Bursae, aber die Gonodukte münden noch separat vor den Bursenöffnungen nach außen. Diese Feststellungen von SMITH scheinen mir vor allen Dingen auch den Einwand auszuschließen, daß der Mangel an Bursen bei kleinen Ophiuren auf der Reduktion dieser Organe beruht. Dies setzt allerdings wieder voraus, daß wir die geringe Körpergröße der bursenlosen Ophiuren als primär ansehen müssen, was dann keine Schwierigkeiten bietet, wenn man die ursprüngliche ökologische Zone der Ophiuroideen als die von Bewohnern kleiner - aber nicht etwa mesopsammaler - Substratlücken interpretiert.

Nach den hier vertretenen Auffassungen wären die Ophiuroideen für die Frage der Bursa-Ausbildung bei ihnen in einer merkmalsphylogenetischen Reihung vorzuführen, wie sie die Tab. 4 wiedergibt.

Die Entwicklung einer extodermalen Einstülpung, in die Geschlechtsprodukte abgegeben werden können, macht eine Brutpflege möglich. Tatsächlich kommen bei Ophiuroideen im Verhältnis zu anderen Echinodermen ungewöhnlich viele Brutpflegende Arten vor. MORTENSEN (1936) berichtet von etwa 60 im Körper Brutpflegenden Arten, wobei die wenigen ovarbrütigen in diesem Zusammenhang ausgeklammert werden. Weit verbreitet tritt bei jenen Echinodermen Brutpflege auf, die über große, dotterreiche Eier verfügen, wo also der Embryo keine Nahrung vom Muttertier aufzunehmen braucht (HESSE u. DOFLEIN 1914, BOOLOOTIAN 1966). Die Embryonen werden unter den Armen, zwischen den Stacheln oder in Hauteinfaltungen untergebracht. In eine direkte Körperhöhle können sie nur in wenigen Fällen gelangen; deshalb sind auch von den Crinoiden und Holothuriern nur wenige vivipare Formen bekannt. Viviparie ist eine besondere Form der Brutpflege, die eine Innen- oder Selbstbefruchtung voraussetzt. MORTENSEN (1933 a) führt eine Liste von 32 viviparen Ophiuren auf, von denen allein 25 Hermaphroditen sind. Bei den viviparen Arten gelangt die Brut gewöhnlich durch die Bursaspalten nach außen (LUDWIG 1904) oder kann bei ovarbrütigen Species durch kurzzeitiges Aufreißen der Interradienwände entlassen werden (DJAKONOV 1914). Nicht immer bedeutet aber das Vorkommen von Jungtieren in der Bursa Viviparität, wie ich es bereits vorne für *Gorgonocephalus* beschrieb (FEDOTOV 1931) und SMITH (1938) an *Ophiothrix* zeigte: Bei *Ophiothrix* kriechen junge Tiere nach der planktonischen Phase in die Bursen alter Tiere zurück. Durch die Entwicklung der Embryonen in der Bursa werden sie geschützt und können beatmet werden. Eine Analogie wäre das Maulbrüten bei Buntbarschen (Cichliden). Es gibt aber auch bursenlose, Brutpflegende Ophiuren (*Ophiophycis gracilis*), die ähnlich den Seesternen die Brut unter den Armen schützen. Wir können also sagen, daß die Bursa nicht primär im Dienst der Brutpflege steht.

Brutpflege unter Echinodermen tritt häufiger in arktischen und antarktischen Gewässern auf, was THORSON (1950) im Zusammenhang mit der Produktionsperiode des Phytoplanktons sieht. Die planctotrophe Larve wird unterdrückt und die Embryonen am oder im Muttertier aufgezogen. MORTENSEN (1936) berichtet, daß allein von der antarktischen und

<u>Bursa</u>	Gonodukt mündet:	Eizahl:	Größe (mm Ksd)	Vorkommen (u.a.):
noch keine	nach außen	1 - wenige	unter 10	Ophiocanops fugiens Nannophiura lagani Ophiactis virens Ophiophycis gracilis Astrophium
in beginnender Ausbildung	nach außen	1 - wenige	unter 10	Ophiosthaera insignis Ophiopus arctis Amphilipidae
voll ausge- bildet	noch nach außen	viele	bis 20	Ophiothrix fragilis
voll ausge- bildet	in Bursa	bis 500	bis 50	die meisten recenten typischen Ophiuroideen
stark ver- größert	in Bursa ⁺	nicht zählbar	bis 140	Gorgonocephalidae

⁺Die Frage der Mündung der Gonodukte ist für die Gorgonocephalidae nur bei einigen Gorgonocephalus untersucht worden. FEDOTOV (1926) wies ein cilienbesetztes Gonodukt bei den Weibchen nach, während in dieser Arbeit der Nachweis eines in die Bursa mündenden Gonoduktes bei den Männchen von Astrophyton geführt wurde.

Tab. 4

Die Bursaverhältnisse in Zusammenhang mit der Ausmündung der Gonodukte, Eizahl und Größe der Ophiuroideen

subarktischen Ophiuroideenfauna etwa 50 % vivipar sind; bei Neuseeland jedoch nur 15 %.

Bei den Gorgonocephaliden treten im Zuge der Vergrößerung der Bursen die Genitalsäcke in engen Kontakt mit der Bursenwand. Die prall mit Oocyten gefüllten Genitalsäcke ragen lappenförmig den Bursenraum hinein. Wenn die Vergrößerung der Bursen, wie kurz vorher mit Gründen vermutet, eine Vergrößerung der respiratorischen Flächen bedeutet, haben die Oocyten in den Genitalsäcken von der geschilderten Situation den Vorteil wirksamerer Sauerstoffversorgung. FEDOTOV vermutet in der starken Bursenvergrößerung die Folgen einer ehemaligen Viviparität. Bisher sind aber unter den Euryalae nur die beiden Arten *Astrochlamys bruneus* (MORTENSEN 1936) und *Astrotoma agassizii* (BERNASCONI 1965) als vivipar bekannt. Es gibt aber keine Möglichkeit, die Vergrößerung der Bursen - die primär mit dem Reproduktionsapparat gar nichts zu tun haben - in einen hypothetischen Zusammenhang mit der Viviparität der Ophiuroideen zu bringen. Viviparität ist bei den Gorgonenhäuptern - wie bei den typischen Ophiuren - eine sekundäre Erscheinung. Die Bursenvergrößerung wurde hier in atemungsphysiologischen Zusammenhängen diskutiert.

Abschließend fasse ich zusammen: Die Bursae als ektodermale Einstülpungen traten nach der hier vertretenen Auffassung in der Evolution der Ophiuroideen erst dann auf, als die Sauerstoffversorgung durch die Ambulacralfüße wegen zunehmender Körpergröße nicht mehr ausreichte. Sie dienten primär der Atmung und wurden später multifunktionell. Die ursprünglich nach außen führenden Gonoduktöffnungen werden in sie hineingelegt; danach konnte dann der Bursenraum auch als Brutraum benutzt werden. Die Embryonen liegen geschützt und können beatmet werden. Bei den höchstentwickelten Formen, den Gorgonocephaliden, treten bereits die Genitalsäcke mit ihren hier besonders massenhaften Geschlechtsprodukten in einen engen Kontakt mit der Bursenwand; sie ziehen hieraus vermutlich den Vorteil intensiverer Sauerstoffversorgung, wofür die starke Faltung der Genitalsäcke Hinweise gibt.

VII. Das Problem der modifikatorischen Geschlechtsbestimmung

Bei einigen Ophiuren wurden auf der Oral- und Aboralseite erwachsener Weibchen Zwergmännchen gefunden, die ihre Arme auf den Interradien um die Weibchen herumschlangen (MORTENSEN 1933 a, HYMAN 1955, FELL in BOOLOOTIAN 1966). Bei Gorgonenhäuptern berichtete MORTENSEN (1936) erstmals von einem Zwergmännchen bei der erwähnten antarktischen *Astrochlamys bruneus*, wo jeweils ein Männchen auf der Aboralseite des Weibchens sitzt.

Im April 1966 fand ich in der Tampa Bay ein 2,5 mm Ksd großes Jungtier von *Astrophyton*, das auf der Aboralseite eines 16 mm großen Weibchens saß (Abb. 1). Die beiden Tiere lebten 49 Tage im Aquarium, ohne daß das kleinere Tier das Weibchen je verließ. Die Arme des Reiters schlangen sich interr radial um den Körper des Weibchens herum, wobei die Armspitzen oft in die Bursen des Weibchens eindrangten, ohne dort Verletzungen anzurichten.

Insgesamt fand ich sieben Exemplare von Jungtieren zwischen 2,5 bis 17 mm Ksd, die auf gleiche Weise sich je auf einem Weibchen angesiedelt hatten (Abb. 25). Da immer nur ein Jungtier in charakteristischer Stellung auf der Aboralseite der Weibchen saß, vermutete ich hier zunächst ebenfalls Zwergmännchen. Die Jungtiere verließen nicht das Weibchen, noch veränderten sie ihre Position auf der Körperscheibe. Dieses Verhalten kann demnach nichts mit der früher diskutierten Beobachtung von FEDOTOV gemeinsam haben, nach der immer mehrere Jungtiere an allen Stellen der Körperscheibe des Weibchens vorkamen; ich habe es oben (vgl. S. 42) als Phoresie-Verhalten gedeutet, das in innerartlichen Parasitismus übergehen kann.

Zur Beantwortung der Frage, ob die unter den erwähnten Umständen gefundenen Jungtiere wirklich Zwergmännchen sind, habe ich das Geschlecht einiger von ihnen bestimmt. Ein 4 mm und 6 mm großes Tier hatte noch keine Gonaden entwickelt, während das 17 mm Ksd große ein funktionelles Männchen war. Drei weitere, nicht auf das Geschlecht hin untersuchte Exemplare befinden sich in der Sammlung des

Senckenberg-Museums Frankfurt. Die Reiter fügten den Weibchen keine sichtbaren Verletzungen zu; nur bei dem einen Weibchen bemerkte ich Pigmentstörungen an der Stelle, wo das Jungtier gesessen hatte.

MORTENSEN (1936) machte keine Angaben darüber, ob das Vorkommen von Zwergmännchen auf den Weibchen die Regel dieser Art ist, bei der er sie beobachtete, oder ob es bei ihnen auch einzeln lebende Männchen gibt. Diese Frage habe ich bei *Astrophyton* mit dem Ergebnis verfolgt, daß die große Zahl der Männchen solitär lebt. Es stellte sich jedoch heraus, daß in der Tampy-Bay-Population fast nur Weibchen auftraten. Von 60 untersuchten Tieren waren 58 Weibchen und zwei Männchen (12 und 25 mm Ksd). In der Tortugar-Population lag dagegen eine Geschlechterverteilung von genau 1:1 vor. Die Geschlechtsbestimmung ergab weiterhin für diese Population einen signifikanten Größenunterschied ($p = 0,0005$) zwischen Männchen ($M = 17$ mm Ksd) und Weibchen ($M = 27$ mm Ksd). Bei zwei Stichproben aus Populationen von La Paguera und dem Alligatorriff lag ebenfalls ein gesicherter Größenunterschied vor, der auf einen Geschlechtsdimorphismus hinweist. Bei der Durchsicht einiger von RANDALL auf den Virgin Islands gesammelter Tiere fand ich dagegen jedoch widersprechend ein 58 mm großes Männchen.

Um zu prüfen, ob die Reiter vielleicht zufällig auf die Weibchen gerieten, nahm ich ein Exemplar von einem Weibchen herunter und setzte es in die vordere Ecke des Aquariums. Im Wahlversuch setzte ich dann mehrere etwa gleichgroße Weibchen in bestimmter Anordnung und konstanter Entfernung um den Reiter herum. Im Versuch A (Abb. 26) wurde von 10 Läufen neunmal das "Muttertier" aufgesucht. Im Versuch B setzte ich das "Muttertier" in die rechte hintere Ecke. Jetzt wählte der Reiter von 10 Läufen siebenmal das Weibchen aus, was an der Stelle des "Muttertieres" in A gesessen hatte. Die Anzahl der Läufe konnte ich für eine statistische Sicherung der Beobachtung nicht erhöhen, weil die Jungtiere bei zu häufiger Berührung leicht die Arme autotomieren. Ich mußte deshalb die Anzahl der Läufe beschränken

Welche Schlußfolgerungen lassen sich aus dem Wahlversuch ziehen? Das Jungtier hat eindeutig eine bestimmt lokalisierte Stelle bevorzugt, an der es auf die Weibchen kletterte. Um die Weibchen zu erreichen, lief es der Strömung entgegen. Ich nehme daher an, daß die angelaufenen Weibchen zumindest auch in Auswirkung einer positiven Rheotaxis gefunden wurden. Das in meinem Zusammenhang interessierende Ergebnis ist jedoch, daß das Jungtier die Weibchen sofort nach Erreichen bestieg und die beschriebene Position auf der Aboralseite einnahm. Das Verhalten kann daher nicht zufällig sein, was auch eine weitere Beobachtung bestätigte. Ich setzte ein frei angebroffenes 8 mm Ksd großes Jungtier vom Alligatorriff zu einem in der Tampa Bay gefangenen Weibchen. Das Jungtier kletterte auf das Weibchen und verblieb fortan auf der Aboralseite. Im Aquarium habe ich dies Verhalten nur einmal auslösen können. Die meisten Jungtiere begannen an den adulten Tieren zu parasitieren.

Ich möchte eine Deutung der Beobachtung diskutieren, von der ich weiß, daß sie durch das geringe Material der gefundenen Tiere nicht beweiskräftig und daher eigentlich nur von heuristischem Wert sein kann. Sechs der auf weiblichen Tieren gefundenen Jungtiere sind unter 10 mm groß und haben nach den Ausführungen des vorgehenden Kapitels noch keine Gonaden entwickelt. Die mikroskopischen Untersuchungen der Urkeimzellen im Genitalstrang der Jungtiere ergibt keinerlei Hinweis für eine geschlechtliche Differenzierung. Die Ausdifferenzierung des Geschlechtes muß also später erfolgen. In dieser Zeit können äußere und innere Faktoren geschlechtsbestimmend eingreifen. Daß Erbfaktoren das Geschlecht determinieren, d.h. die Differenzierungsrichtung der Urkeimzellen bestimmen, wurde für Ophiuroideen bisher nicht nachgewiesen. Geschlechtschromosomen sind nur von Seeigeln bekannt, wo DELAVALT (in BOOLOOTIAN 1966) Beispiele aufzählt, in denen Männchen heterogametisch sind.

Es wäre denkbar, daß Jungtiere zu bestimmten Zeiten Weibchen aufsuchen, und daß die Gegenwart der Weibchen geschlechtsrealisierend ist, d.h. die Jungtiere zu Männchen werden. Im umgekehrten Fall also, wenn das Jungtier kein Weibchen besteigt, das weibliche Geschlecht zur Ausbildung kommt. In diesem Zusammenhang könnte die "Feminisierung" der Tampa-Bay-Population gesehen werden.

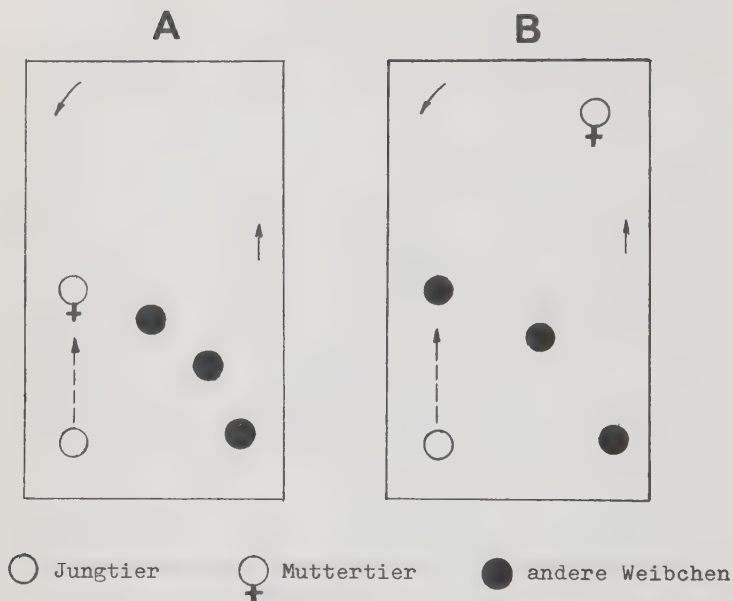


Abb. 26

Wahlversuch zur Deutung des Verhaltens der auf der Aboralseite sitzenden Jungtiere. Die Pfeile geben die Strömungsrichtung an; der gestrichelte Pfeil der meist eingeschlagene Weg des Jungtieres. In B wurde das Muttertier in die rechte hintere Ecke gesetzt, um ein "persönliches Kennen" durch chemotaktische Reize auszuschalten

Die Wirkung von Erbfaktoren ist gerade bei Echinodermen sehr instabil, was die vielen Fälle des labilen Gonochorismus zeigen. Auch bei *Astrophyton* habe ich ein Exemplar gefunden, bei dem in reifen männlichen Genitalsäcken einzelne Oocyten auftraten, obwohl *Astrophyton* sonst gonochor ist. HAUENSCHILD (1954) konnte nach seinen Untersuchungen an dem zwittrigen Seestern *Asterina gibbosa* eine genetische Fixierung der Diocie widerlegen. Er zeigte, daß die männlich-weiblichbestimmende Modifikatoren des Geschlechtes weitgehend von den Außenbedingungen realisiert werden. Hier ist also eine vielleicht rein modifikatorische Geschlechtsbestimmung gegeben. DELAVALT hebt auch hervor:

"Genetic factors are always balanced in such a way that sex is finally directed by exogenous factors".

Die Wirkung solcher "exogenous factors" konnte in den wenigsten Fällen bisher exakt nachgewiesen werden. HAUENSCHILD vermutete einen Einfluß des Futters unter den Kulturbedingungen seiner Untersuchungen.

Das Konzept der hier angenommenen geschlechtsrealisierenden Wirkung der Weibchen von *Astrophyton* auf nicht differenzierte Jungtiere kann nur experimentell bewiesen oder verworfen werden. Es wird notwendig sein, markierte Jungtiere mit oder ohne Weibchen im natürlichen Biotop über lange Zeit zu beobachten und zu untersuchen. Eine Besonderheit unter den gesammelten Tieren möchte ich zum Schluß hervorheben, die meinen Deutungsversuch fragwürdig macht und das ganze Verhalten der Jungtiere als ein merkwürdiges Einzelphänomen hinstellt. Unter den gesammelten Tieren befindet sich ein vierarmiges Weibchen, welches einen vierarmigen Reiter aboral trägt (Belegexemplar im Senckenberg Museum, SMF 1390/2). Die Vierarmigkeit ist eine seltene Anomalität. Es müßte ein großer Zufall sein, daß gerade ein vierarmiges Jungtier auf ein vierarmiges Weibchen trifft. Der Verdacht liegt nahe, daß das Jungtier zum gleichen Elter gehört, was dann mit auf Viviparität schließen lassen könnte. Hierfür ergaben aber DAVIS' und meine Untersuchungen keinerlei Hinweis.

E. Zusammenfassung

1. Entwicklungswege und systematische Einteilung der Gorgonocephalidae werden nach Literaturangaben und eigenen Untersuchungen besprochen und die Stellung der beiden untersuchten Arten im System der Gorgonocephalidae im besonderen diskutiert.
2. Vorkommen, Biotop und Verbreitung der Gorgonenhäupter *Astrophyton muricatum* und *Astroboa nuda* werden beschrieben.
3. Die *Astrophyton*-Population von Garden Key (Tortugas Inseln) zeigt eine periodische Schwankung in der Größenverteilung, die auf eine cyclische Fortpflanzungszeit bei mehrjährigen Tieren und das Vorhandensein einer bisher noch unbekannten Bodenlarve schließen läßt. Das Alter von *Astrophyton* bei einem Ksd von 50 mm wird mit 5-8 Jahren angenommen.
4. Die beiden untersuchten Arten siedeln auf festem Substrat, einzeln oder in kleinen Gruppen bei geringer Populationsdichte auf besonders der Strömung ausgesetzten Standorten im oberen Litoral. Die Populationsdichte wird durch ein bestimmtes Territorialverhalten und durch Standortstreue der Tiere geregelt.
5. Die Farbe einzelner Populationen ist vom besiedelten Substrat und von der Wassertiefe abhängig.
6. Gorgonenhäupter sind nachtaktive, passive Strömungsfiltrierer. Die periodische Schwankung des Lichtes ist der primäre Zeitgeber der Aktivitätsphasen. Durch eine beobachtete positive Rheotaxis ist eine Strömung zur Ausbildung der Filtrationsschirme notwendig. Aktivität und Fangverhalten lassen sich unter Laboratoriumsbedingungen durch Photo-, chemische und taktile Reize auslösen.
7. Gorgonenhäupter werden ständig oder zeitweise von anderen Individuen der eigenen oder einer fremden Art besiedelt. Jugendstadien von noch sessilen comatuliden Crinoiden, die ebenfalls Strömungsfiltrierer sind, sitzen fest auf der aboralen Körperscheibe von *Astroboa* und lassen sich durch dieses - als Phoresie gedeutetes

Verhalten - zu geeigneten Filtrierplätzen transportieren. Kardinalfische (*Apogon erdmanii*) halten sich nachts zwischen den gefächerten Armen von *Astroboa* auf, wo sie Schutz finden. Das Gorgonenhaupt stellt für den nachtaktiven Fisch eine Habitaterweiterung dar. Eine Anzahl weiterer intra- und interspezifischer Beziehungen werden beschrieben.

8. Während der Aktivitätsperiode strecken Gorgonenhäupter ihre Arme zu einem parabolspiegelartigen Filtrationsschirm, mit dem Plankton aus einer vorhandenen Wasserströmung gefangen wird. Die Aboralseite ist dabei der Strömung zugewandt. Im Aquarium wurden außerdem Substratweiden und Filtrieren der langsam fließenden Wasseroberfläche als weitere Formen des Nahrungserwerbes beobachtet.
9. Fanghaken auf der Aboralseite der Fangarme von *Astrophyton* dienen als Fang- und Klammermechanismus beim Beutefang. Sie sind homolog mit den nur auf der oralen Armseite vorkommenden Klammerhaken, die der Lokomotion dienen. Die Verbreitung und Differenzierung der funktionellen Arm- und Haketypen kann als wichtiges Merkmal für die taxonomische Einteilung der Gorgonenhäupter benutzt werden. Die Fanghaken sitzen auf bindegewebigen, mit Kalkeinlagerungen verstärkten Gelenkhöckern und werden durch Muskeln bewegt.
10. Der Nahrungstransport ist hochspezialisiert. Die Beute wird von den sehr beweglichen Armendigungen vielfach umschlungen und eingeknüllt. Der Armhauptstamm rollt sich spiralig vertikal ein und wird mit seiner flachen Seite zum Mundfeld geschoben. Die Armendigungen mit der gefangenen Beute werden vorwiegend tagsüber im Kieferapparat abgestreift.
11. Die Fortpflanzungsorgane von *Astrophyton* wurden untersucht. *Astrophyton* ist gonochor und hat einen stark gewundenen Genitalstrang, was eine starke Entfaltung der Gonaden bewirkt, die bei erwachsenen Tieren aboral Coelom und Darm verdrängen. Die Genitalsäcke haben birnenförmige Gestalt und werden bei den Männchen stark gefaltet. Die Entwicklung der Genitalsäcke als Auswuchs des Genitalstranges setzt bei etwa 10-12 mm Ksd ein.

12. Die Untersuchung der einzelnen Stadien der Spermiogenese und Oogenese zeigt, daß im männlichen Geschlecht die Geschlechtsreife bei einer Körpergröße von etwa 15 mm beginnt. Bei den Weibchen setzt die Geschlechtsreife bei einer Größe von etwa 16-19 mm Ksd ein. In den Monaten April bis August gesammelte Exemplare zeigten bei einer Größe von 16-42 mm Ksd die gleiche Oocytengröße und Kernkonstitution. Der Größe der Oocyten nach zu urteilen, sind die Weibchen in dieser Zeit laichbereit.
13. Die männlichen Geschlechtsprodukte werden durch ein Gonodukt in die Bursa abgegeben. Bei den Weibchen von *Astrophyton* konnte bisher kein Gonodukt gefunden werden. Nach Verhaltensbeobachtungen ist ein Aufreißen der Genitalsäcke zur Entleerung der Oocyten wahrscheinlich.
14. Aus der Größe der Oocaten und der rhythmischen Größenverteilung der Garden-Key-Population wird für *Astrophyton* auf eine bisher noch hypothetische Bodenlarve geschlossen.
15. Die Bedeutung der Bursa als Atemorgan, Ausführungsort der Geschlechtsprodukte und Brutraum wird theoretisch diskutiert. Die Bursa dient primär der Atmung. Die Einmündung der Gonodukte in sie sowie die Benutzung der Höhlung als Brutraum ist ein Neuerwerb. Die Bursa erleichtert eine Brutpflege. Die Bursenvergrößerung bei *Gorgonenhäupter* wird funktionell gedeutet. Das Pulsieren der Körperscheibe als aktive Atembewegung ermöglicht eine bessere Sauerstoffversorgung der Geschlechtsprodukte, die - noch in den Genitalsäcken gelegen - lappenförmig in den Bursenraum hineinragen.
16. Von sieben ständig auf der Aboralseite von weiblichen Tieren sitzenden Jungtieren hatten sechs noch keine Gonaden entwickelt; ein Tier war ein funktionelles Männchen. Zur Deutung dieses Verhaltens wird als Arbeitshypothese eine phänotypische Geschlechtsbestimmung zur Diskussion gestellt.
Stichproben aus verschiedenen Populationen von *Astrophyton* zeigen einen äußerlich nicht erkennbaren Geschlechtsdimorphismus.

F. A n h a n g

Zur Ergänzung der Arbeit wurden im Sinne einer Encyclopädieeinheit von folgenden Verhaltensweisen 16 mm-Filmstreifen aufgenommen:

1. Das spiralförmige Auf- und Einrollen der Fangarme in vertikaler Richtung
2. Die Bewegung der Lokomotionsarme
3. Das "Putzen" eines Feilenfisches, der sich im Aquarium schuttsuchend über der Körperscheibe von Astrophyton aufhält
4. Nahrungsfangverhalten: Bildung und Stellung des Filtrations-schirmes sowie das Einknäulen der gefangenen Beute
5. Aktive Atembewegungen durch rhythmisches Pulsieren der Körperscheibe
6. Autophagie: Eindringen der Arme in die eigenen Gonadenlager bei geöffneter Körperscheibe. Atembewegungen trotz völliger Zerstörung der Bursa

G. Literaturverzeichnis

1. ATZ, J.W.: Sea bed ambush, Exotic echinoderms has odd trapping method. Nat.Hist., N.Y. 69 (1), 41-44 (1960)
2. BERNASCONI, J.: Astrotoma agassizii Lyman, especie vivipara Atlantico Sur (Ophiuroidea, Gorgonocephalidae). Physis, Argent. 25, 1-6 (1965)
3. BOOLOOTIAN, R.A.: The Physiology of Echinoderms. Interscience (Wiley), New York (1966)
4. COUSTEAU, J.Y. At home in the sea. Nat.Geogr.Mag. 125 (4), 465-507 (1964)
5. CUENOT, L.: Etudes morphologiques sur les Echinodermes. Arch.Biol. 11, 303-680 (1891)
6. CZIHAK, G.: Vorkommen und Lebensweise der Ophiothrix quinquemaculata in der nördlichen Adria bei Rovinj. Thalassia Jugoslavica 1 (6-10) 19-27 (1959)
7. DAVIS, W.: Observations on the biology of the ophiuroid Astrophyton muricatum. Bull. of Mar. Sci. 16 (3), 435-444 (1966)
8. DJAKONOV, A.: Über Viviparität und Wachstumserscheinungen bei Amphiura capensis Ljuringman. Zool.Jb. Abt.Syst. 36, 2/3 (1914)
9. DÖDERLEIN, L.: Über japanische und andere Euryalae. Abh. Bayer.Ak., 2 Bd., 5, Abh., 123 pp (1911)
10. ders. Die Arme der Gorgonocephalidae. Zool.Jb. Abt. Ana., Suppl 15, 2. Bd. 257-273 (1912)
11. ders. Indopazifische Euryalae. Abh.Bayer.Ak. Wiss. 31 (6), 1-105 (1927)
12. FEDOTOV, D.M.: On the anatomy of Gorgonocephalus eucnemis M & Tr., Trav. Soc. Nat.St.Petersburg 46, (1), 86-88. (1915)
13. ders. On the parasitism of Protomyzostomum in Gorgonocephalus eucnemis M & Tr. J. Russ. Zool. 1 (1), 201-218 (1916)
14. ders. Einige Beobachtungen über die Biologie und Metamorphose von Gorgonocephalus. Zool.Anz. 61, 303-311 (1924)
15. ders. Die Morphologie der Euryalae. Z.wiss. Zool. 127, 403-528 (1926)

16. ders. Über eigenartigen Parasitismus bei Stachelhäutern. Z. Morph.Ök. 22, 401-415 (1931)
17. FOX, H.M.: Spawning of Echinoids. Proc. Camp. Phil. Soc. Biol. Sci. (2), 72-74 (1924)
18. FOX, D.L.: Animal biochromes and structural colours. Cambridge Univ. Press (1953)
19. FRICKE, H.W.: Wenn es Nacht wird im Korallenriff. Neptun 7, 216-218 (1966 a)
20. ders. Partnerschaft zwischen Kardinalfischen (Apogon spec) und dem Gorgonenhaupt (Astroboa nuda) im Roten Meer. Z. Tierpsychol. 23 (3), 267-269 (1966 b)
21. ders. Der Nahrungserwerb des Gorgonenhauptes Astroboa nuda. Nat. u. Museum 96 (12), 501-510 (1966 c)
22. FRIEDRICH, H.: Meeresbiologie, Gebrüder Bornträger Berlin-Nikolassee (1965)
23. HAMANN, O.: Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen. Z. wiss. Zool. 46, 80-98 (1887)
24. ders. Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. Jen. Z. Naturw. 23 (4), 233-388 (1889)
25. HANCOCK, D.A. and A.C. SIMPSON: Parameters of Marine invertebrate Populations. Symposiumsvortrag Durham 1960
26. HAUENSCHILD, C.: Zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei Asterina gibbosa. Zool. Jb. 65, 43-53 (1954)
27. HESS, W.N. and L.B. CLARK: Habits of the basket star Gorgonocephalus agassizii. Yb. Carnegie Inst. Washington 37, 91-92 (1938)
28. HYMANN, L.H.: The Invertebrates 4. Echinodermata. McGraw-Hill. New York/London (1955)
29. KAESTNER, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. 1, VEB Gustav Fischer Jena (1963)
30. LIMBAUGH, C.; H. PETERSON and F. CHACE: Shrimps that cleans fishes. Bull. Mar. Sci. Gulf Carib 11 (2), 237-257 (1961)
31. LUDWIG, H.: Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Z. wiss. Zool. 31, 346-394 (1878)
32. ders. Brutpflege bei Echinodermen. Zool. Jb. Suppl. 7, (1904)

33. LUDWIG, H. und O. HAMANN: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 2. Bd., 3. Abt. Echinodermen, 3. Buch Schlangensterne. C.F. Wintersche Verlagshandlung Leipzig (1901)
34. LYDMANN, F.: Mode of forking among Astrophytons. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 19, 102-108 (1878)
35. ders.: The stomach and genital organs of Astrophytidae. Bull. Mus. Comp. Zool. 8, 117-125 (1880-81)
36. MAGNUS, D. B. E.: Der Federstern *Heterometra savignyi* im Roten Meer. Natur. u. Mus. 93 (9) 355-368 (1963 a)
37. ders.: Über das Abweiden der Flutwasseroberfläche durch den Schlangensterne *Ophiocoma scolopendrina* (Lamarck). Verh. d. sch. zool. Ges. Wien 1962, Zool. Anz. Suppl. 26, 471-481 (1963 b)
38. ders.: Wasserströmung und Nahrungserwerb bei Stachelhäutern des Roten Meeres. Ber. Phy. Ned. Ges. Würzburg 71, 128-141 (1962-4)
39. ders.: Zum Problem der Partnerschaften mit Diadema-Seeigeln. Verh. d. sch. zool. Ges. München 1963, Zool. Anz. Suppl. 27, 404-417 (1964 a)
40. ders.: Gezeitenströmung und Nahrungsfiltration bei Ophiuren u. Crinoiden. 4. Meeresbiol. Symposium in Hamburg 1963. Helgol. Wiss. Meeresunters. 10, 104-117 (1964)
41. ders.: *Ophiocoma scolopendrina* (Ophiuroidea) "Abweiden" des Staubfilmes von der Flutwasseroberfläche. Encyclop. Cinem. E. 490, 1963 341-346 (1965)
42. ders.: Zur Ökologie einer nachtaktiven Flachwasserseefeder (*Octocorallia Pennatularia*) im Roten Meer. Veröff. Instit. f. Meeresforsch. Bremerhaven, Bd. 369, 380 (1966)
43. McBRIDE, E. W.: The development of the dorsal organ genital rhachis and genital organs in *Asterina gibbosa*. Zool. Anz. 16, 169-173 (1893 a)
44. ders.: The development of genital organs, ovoid glands, axial and aboral sinuses in *Amphiu- ra squamata*. Quart. J. micr. Sci. 34, 129-153 (1893 b)
45. McGINNIE, G. E. and N. McGINNIE: Natural History of Marine Animals. Mc. Graw-Hill Book Co. New York (1949)
46. MILLOTT, N.: Echinoderm. Biology. Acad. press. Inc. London (1967)

47. MORTENSEN, T.: Handbook of the echinoderms of the British Isles. Oxf. Univ. Press. (1927)
48. ders. Biological Observations on Ophiurids, with Descriptions of two New Genera and four New Species. Vidensk. Meddel. Dansk. Naturhistol. Foren. 23, 171-213 (1933 a)
49. ders. Studies of Indopazific Euryalids. Vidensk. Meddel. Dansk. Naturhisto. 26, 1-75 (1933 b)
50. ders. Echinoidea and Ophiuroidea. (Discovery Reports Vol 12) Cambridge Univ. Press, 199-348 (1936)
51. ders. Contribution to the study of the development a. larval forms of Echinoderms. K. danske vidensk. Selsk. 7, 1-65 (1937)
52. MÜLLER, J. und F.H. TROSCHERL: Über die Gattungen der Ophiuren. Arch. f. Naturgesch. 6 (1), 326-329 (1940)
53. NICHOLS, D.: Echinoderms. Hutchinson Univ. Libr. Lond. 1962
54. NICOL, J.A.C.: The biology of marine animals. Sir Isaac Pitman & Sons L.T.D. London (1967)
55. RAY, C. Rococo Creatures of the Sea. The Basket Starfish. Anim. Kingd. 62 (4), 114-117 (1959)
56. RANDALL, J.E.; R.E. SCHROEDER and W.A. STARCK: Notes on the biology of the Echinoid *Diadema antillarum*. Carib. J. Sci. 4, 421-433 (1964)
57. RIEDL, R.: Biologie der Meereshöhlen n. Verl. Paul Parey Hamburg/Berlin (1966)
58. SCHROEDER, R.E. and W.A. STARCK: Photographing the night Creatures of Alligator Reef. Nat. Geogr. Mag. 125 (1) 128-154 (1964)
59. SCHWERTFEGGER, F.: Autökologie. Verl. P. Parey, Hamb./Bln. 1963
60. SMITH, J.E. Occurrence of young *Ophiothrix fragilis* within the Genital Bursa of the Adult. Nature 1, 554 (1938)
61. ders. The structure and function of the tube feet in certain echinoderms. J. Mar. Biol. Assoc. U. Kingd. 22, 345-357 (1937)
62. ders. The Reproductive System and associated organs of the Brittle-Star *Ophiothrix fragilis*. Quart. Journ. Micr. Sci. 82, 267-309 (1941)
63. STARCK, W.A. and W.P. DAVIS: Night habits of fishes of Alligator reef, Florida. Ichthyologica 28, (4) 313-356 (1966)
64. THORSON, G.: Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev. 25 1-45 (1950)

65. TSURNAMAL, M. and
J. MARDER: Observations on the basket star *Astroboa*
nuda (LYMANN) on coral reefs at Elat
(Gulf of Aquaba). *Israel Journ.Zool.*
15, 9-17 (1966)
66. VEVERS, H.G.: A photographic survey of certain areas
of sea floor near Plymouth. *J. Mar.*
Biol. Ass.U.Kingd. 31 (2), 215-222 (1952)

Lebenslauf

Am 28. Juli 1941 wurde ich als Sohn des Steuerinspektors Walter Fricke und seiner Ehefrau Gertrud geb. Ott in Schönebeck (Elbe) geboren.

In den Jahren 1948 bis 1956 besuchte ich die Grundschule in Bad Salzelmen und wurde 1956 in die Oberschule "Otto Grotewohl" in Schönebeck (Elbe) eingeschult, in der ich 1960 das Abitur bestand.

Im November 1961 begann ich ein Zoologiestudium an der Freien Universität Berlin. 1964 legte ich hier das Vordiplom ab. Mein zoologisches Grundstudium wurde besonders durch Herrn Prof. Dr. W. Ulrich geprägt.

In den Semesterferien von 1961 bis 1965 unternahm ich regelmäßig Studienfahrten an die ägyptische Küste des Roten Meeres, die ich selbst finanzierte oder mit teilweiser Unterstützung meiner Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. Günther und Herrn Prof. Dr. G. Kümmel, durchführte. In diesen Jahren lernte ich die Fauna der Indopazifischen Korallenriffe kennen und interessierte mich besonders für die nächtlichen Verhaltensweisen der Gorgonenhäupter. Diese Beobachtungen gaben die Anregung für meine Dissertation.

1966 arbeitete ich mit einem Forschungsstipendium der Ernst-Reuter-Gesellschaft der Freunde und Förderer der Freien Universität Berlin auf Einladung von Mrs. Dr. Eugenie Clark an einem meeresbiologischen Laboratorium in Sarasota in Florida. Ich fand dadurch Gelegenheit, die Korallenriffe der Karibischen See kennenzulernen und beschäftigte mich neben meiner Dissertation vor allem mit dem Aggressionsverhalten einiger tropischer Korallenfische. Im Frühjahr 1967 bekam ich durch Herrn Prof. Dr. K. Lorenz im Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie einen Arbeitsplatz, wo ich meine Dissertation beenden konnte. An diesem Institut bin ich zur Zeit noch tätig.

Berlin, April 1968

Hans-Walter Fricke

